



TITLE:

デラウェアブドウ果実の成熟に関する生理学的研究：とくに植物ホルモンの関係について(Dissertation_全文)

AUTHOR(S):

稲葉, 昭次

CITATION:

稲葉, 昭次. デラウェアブドウ果実の成熟に関する生理学的研究：とくに植物ホルモンの関係について. 京都大学, 1975, 農学博士

ISSUE DATE:

1975-07-23

URL:

<https://doi.org/10.14989/doctor.r2844>

RIGHT:

デラウェアアブドウ果実の成熟に関する生理学的研究

—とくに植物ホルモンの関係について—

1975

稲葉 昭次

農
208
1-0

デラウェアアブドウ果実の成熟に関する生理学的研究

—とくに植物ホルモンの関係について—

1975

稲 葉 昭 次

目 次

緒 言	-----	1
第 1 章 果実の発育と主要成分の消長	-----	4
第 1 節 果実の発育	-----	5
第 2 節 糖含量の消長	-----	7
第 3 節 有機酸含量の消長	-----	11
第 4 節 ペクチン含量の消長	-----	14
第 5 節 考 察	-----	17
第 6 節 摘 要	-----	23
第 2 章 果実の成熟とエチレン	-----	25
第 1 節 内生エチレンの消長	-----	27
第 2 節 CEPA処理が果実の成熟に及ぼす影響	---	31
第 3 節 考 察	-----	34
第 4 節 摘 要	-----	38
第 3 章 果実の成熟に及ぼすオーキシン、ジベレリンおよびサイトカイニン処理の影響	----	40
第 1 節 オーキシン処理が果実の成熟に及ぼす影響	----	41
第 2 節 ジベレリンおよびサイトカイニン処理が果実の成熟に及ぼす影響	-----	50
第 3 節 考 察	-----	53

第4節	摘 要	-----	62
第4章	果実の成熟と内生および		
	外生生長促進物質の消長	-----	64
第1節	内生ジベレリンの消長	-----	65
第2節	内生サイトカイニンの消長	----	71
第3節	内生オーキシンの消長	-----	73
第4節	外生オーキシンの消長	-----	80
第5節	考 察	-----	84
第6節	摘 要	-----	92
第5章	果実の成熟とアブサイシン酸	----	95
第1節	内生アブサイシン酸の消長	----	96
第2節	アブサイシン酸処理が果実 の成熟に及ぼす影響	-----	102
第3節	考 察	-----	109
第4節	摘 要	-----	115
総 合 考 察		-----	117
総 摘 要		-----	127
引 用 文 献		-----	130

緒 言

ブドウ果実の成熟は果実発育の第三期に入ると急激に進行し、果色、果肉硬度ならびに果実内成分などに著しい変化が生じることは広く知られているが、これらの成熟現象はまた多くの内的・外的要因の影響を強く受けるものと思われる。ブドウ果実の成熟に対する外的要因としての温度(小林ら, 1965)、光度(内藤, 1966)、土壌通気(岩崎, 1972)、着房量(小林, 1970)、摘葉・摘芯(佐藤, 1946)および施肥(小林ら, 1960)などについてはすでに詳しく調べられているが、内的要因についての研究はきわめて乏しい。

本来、果実の成熟は植物生理学的には老化過程であると考えられ、果実の初期発育から成熟に至る全過程で、他の植物組織と同様に植物ホルモンが密接に関与しているものと推察される。しかしながら、果実の発育と植物ホルモンとの関係については多くの研究がみられるにもかかわらず、それ

らは開花期を中心とした比較的若い果実を取り扱ったものが多く、成熟との関係では果実の成熟ホルモンといわれるエチレンについての研究が中心であるように思われる。

近年、生長抑制物質をも含めて植物ホルモンと果実の成熟との関係が再検討されつつあり、ブドウにおいてもこれから植物ホルモンと果実の成熟との関連性を明らかにすることは、生長調節物質の利用による人為的な熟期の調節技術を開発させる上で、栽培上きわめて重要な課題であると考えられる。

筆者は、このような考えに基づいて、わが国の主要経済品種の一つであるデラウェアブドウを供試して、果実の成熟と植物ホルモンとの関連性について、1969年以来各種の調査検討を行なってきた。その結果、2,3の興味ある知見を得たので、ここにその結果を取りまとめた次第である。

本論文の取りまとめに当たり、懇篤なご指導とご校閲の労を賜った京都大学教授

菅名孝博士に対し深甚の謝意を表す。また、本研究の遂行に当たり、終始ご指導をいただいた京都府立大学教授傍島善次博士、同助教授石田雅士博士および多大の助言をいただいた大阪府立大学教授中川昌一博士ならびに京都大学助教授杉浦明博士に対して深く感謝の意を表す。

さらに、実験遂行に当たり、多大の協力を下さった京都府立大学農学部果樹園芸学研究室専攻生各位に対してあつくお礼申し上げます。

第1章 果実の発育と主要成分の消長

果実の成熟要因を検討するに当たって、果実発育初期より成熟期まで、それぞれの発育相について、外部生長ならびに主要成分の消長を明らかにし、品種の特性を知ることが必要である。また、これらの消長の特徴は当該品種の成熟指標を得る上で重要であると思われる。

従来、果実の成熟に関する主要な指標として、糖、有機酸、ペクチン、色素、呼吸量、エチレン発生量および果肉硬度などが用いられてきた。ブドウ果実については、一般に成熟開始期より糖含量が急増し、有機酸含量が急減することが知られている(Kliwer, 1965a, b, c, 1966a, b, Hawker 1969a, b)が、これらの成分の消長は品種によって若干相違するようである。

一方、ブドウ果実は成熟の開始とともに急速に軟化することもよく知られている。これがいわゆる *veraison* であり、わが国で

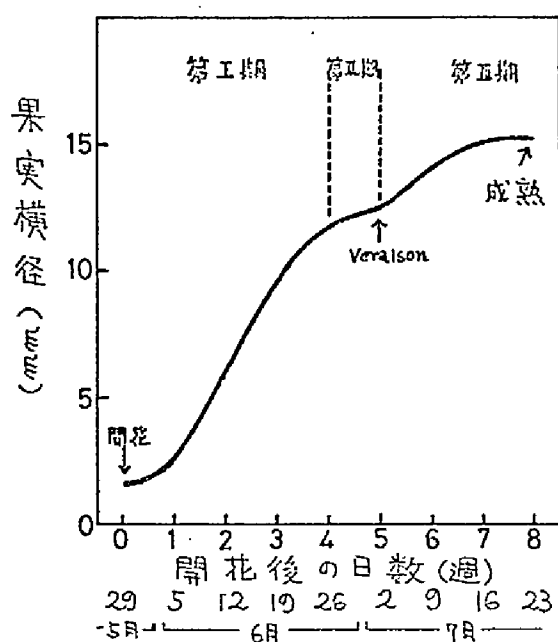
は生産者によって、"氷が回る"とも呼ばれているが、このような事実から果実中のペクチン物質の変化の大きいことが推察される。

そこで、果実発育の基礎資料として、果実の外的生長の変化を調査するとともに、果実の全生長期間における糖、有機酸およびペクチン物質の消長について調査したので、本章ではそれぞれについてデラウエアブドウ果実の特性を検討する。

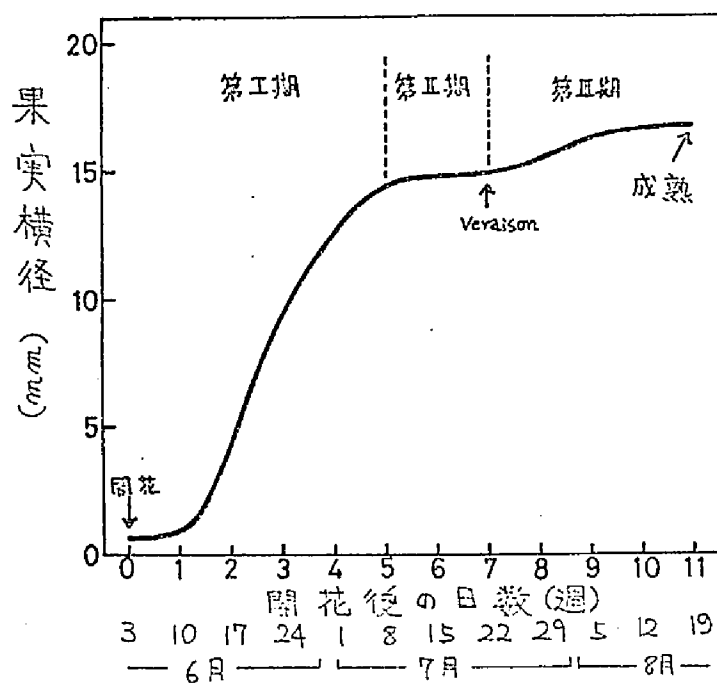
第1節 果実の発育

デラウエアブドウ果実の発育の基礎となる生長曲線を得るため、慣行のジベレリン(GA)処理により誘起した無核果実(以下無核デラウエアという)ならびにGA処理を行わない有核果実(以下有核デラウエアという)を供試して、開花期から成熟期まで1週間間隔で同一の果粒の横径を樹体に着生したままキャリパーで測定した。

その結果、無核および有核デラウエア果



第1図 無核デラウェア果実の生長曲線



第2図 有核デラウェア果実の生長曲線

実の生長曲線を示すと第1図および第2図のとおりである。すなわち、両果実ともにその発育はダブルシグモイド曲線を示し、無核果実では8週間で、有核果実では11週間で成熟した。また、無核果実では有核果実に比較すると、発育第I期、第II期および第III期ともにほぼ1週間ずつ短く、全体として生長期間が約3週間短縮されている特徴が認められた。なお、無核果は有核果に比べて開花が約1週間早く、したがって熟期は約1か月促進されていた。

一方、第II期と第III期の境界点である *veraison* (以下成熟開始期という) は無核果実では開花後5週目、有核果実では開花後7週目であった。

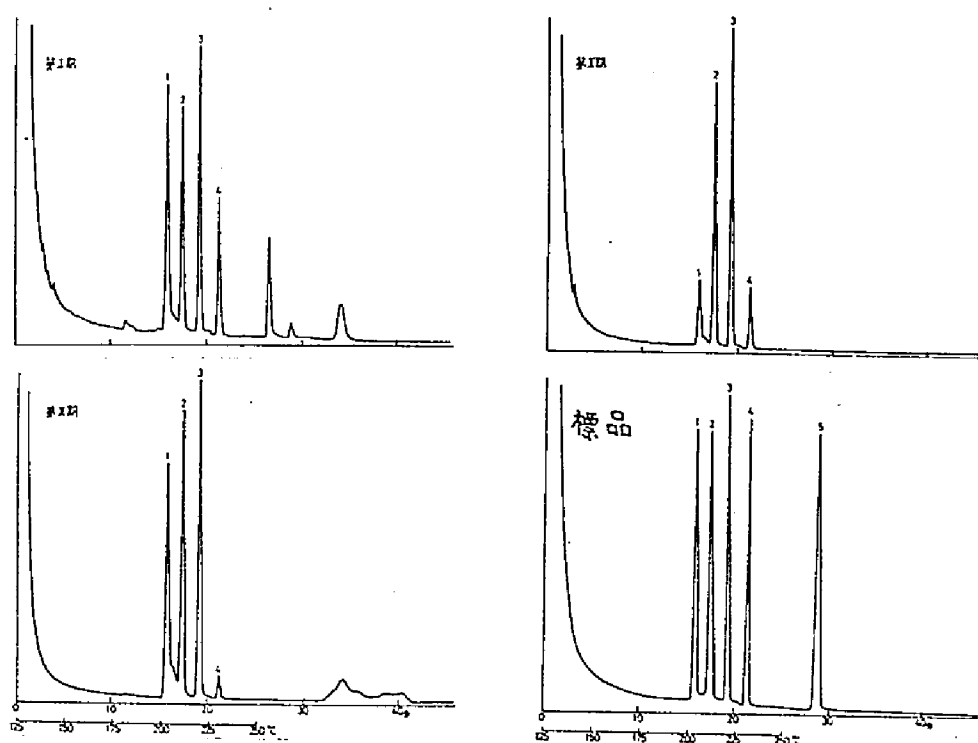
第2節 糖含量の消長

無核および有核デラウェアを用い、開花期より成熟期まで果実を1週間間隔で採集し、分析時まで -20°C で貯蔵した。

糖の分析は10gの果肉を80%エタノールでホモゲナイズし、アルコールを除去後イオン交換樹脂アンバーライトIR-120(H⁺)とIR-4B(OH⁻)のカラムを順次通過させ、流出液を一定量とした。その一部を凍結乾燥し、Sweeley's(1963)の方法に従いヒロジン1.0ml、ヘキサメチルジシラザン0.2mlおよびトリメチルクロルシラン0.1mlでトリメチルシリル(TMS)化を行ない、ガスクロマトグラフ(GLC)を用い糖成分の組成を調べた。また、糖の定量はHelbert's(1955)のアンスロン法を用いた。

その結果、デラウェア果実中の糖成分のガスクロマトグラムは第3図に示すとおりであり、開花から成熟までの全期間を通じて、フラクトースとグルコースが大部分を占め、myo-イノシトールの存在も認められた。また、第Ⅰ期と第Ⅲ期にはその他の微量な糖の存在も認められたが、それらについては固定しなかった。

無核および有核デラウェア果実中のフラ



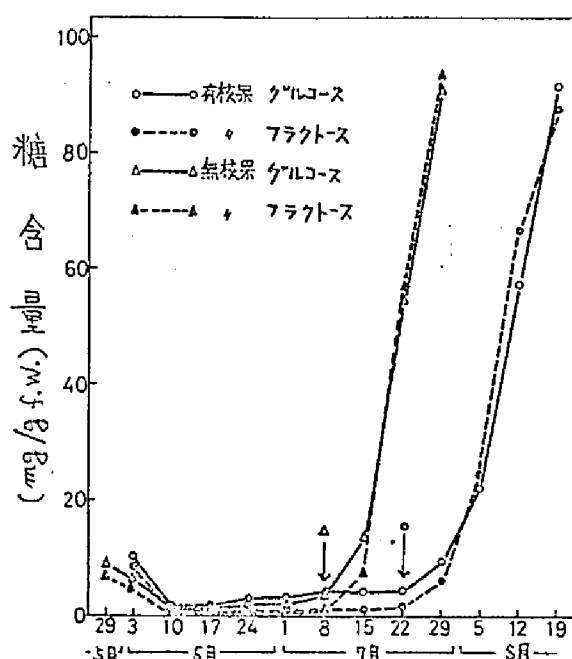
第3図 ブドウ果実中の糖のガスクロマトグラム

3% SE-52 (クロモソー70W, AW, DMCS, 60~80メッシュ)

3mm×2m ガラスカラム, N_2 : 60ml/分, 125~250°C (5°C/分)

1: フrakトース, 2: α -グルコース, 3: β -グルコース, 4: myo-イノシトール, 5: シュクロース

クトースならびにグルコース含量の消長は第4図に示すとおりである。すなわち、無核および有核果実間には基本的な差異はみられず、両果実ともに糖含量は開花期にやや高く、その後減少して成熟開始期まではほぼ一定であるが、それを過ぎると熟期ま



第4図 無核および有核テラウエア
果実中の糖含量の消長。
(矢印はそれぞれの果実の成熟開始期を示す)

で急激に増加し、成熟の進行と糖含量の増加とはきわめてよく一致していた。

フラクトースとグルコースの量的な関係については、成熟開始期から熟期まではほぼ等量であったが、開花から成熟開始期まではフラクトースはグルコースに比べて、かなり微量にしか存在しなかった。

第3節 有機酸含量の消長

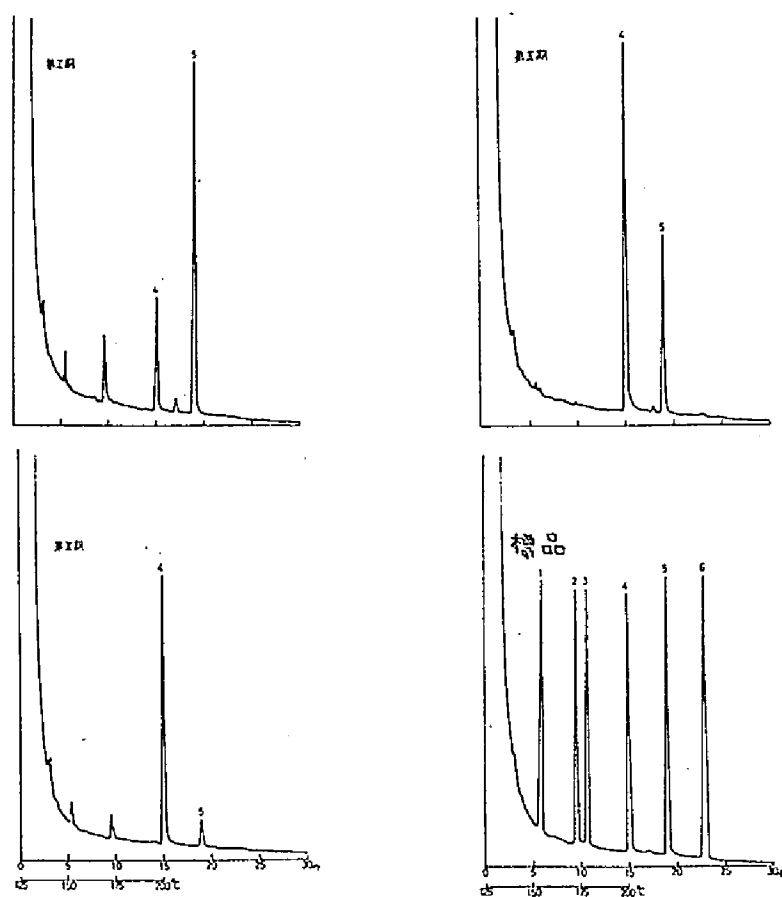
前節で述べたとおりの方法によって、果肉を80%エタノールで抽出しイオン交換樹脂IR-4B(OH⁻)に吸着させたものを1N-炭酸アンモニウムで溶出し、有機酸区分とした。その溶出液の一部を凍結乾燥し、Brunell & (1967) と Mattick & (1970) の方法に従い、ピリジン1.0 ml, ヘキサメチルジシラン0.4 ml, トリメチルクロルシラン0.4 ml でTMS化を行ないGLCで定性した。

リンゴ酸含量の定量は Goodban & (1957) による2,4-ナフタレンジイオールを用いる方法により行なった。また、前述の有機酸区分の炭酸アンモニウムを除去したものをIR-120(H⁺)により、アンモニウムイオンを取り除き、 $\frac{1}{100}$ N-NaOHで滴定しリンゴ酸含量を差引いて遊離の酒石酸含量とした。

一方、結合型の酒石酸の定量は80%エタノール不溶の抽出残さを水で抽出し、IR-

120 (H⁺) でカチオンを除去し, $\frac{1}{100}$ N-NaOH で
 滴定して求めた。

その結果, デラウェアブドウ果実中の有
 機酸のガスクロマトグラムは第5図に示す
 とおりであり, 発育の全期間を通じてリン

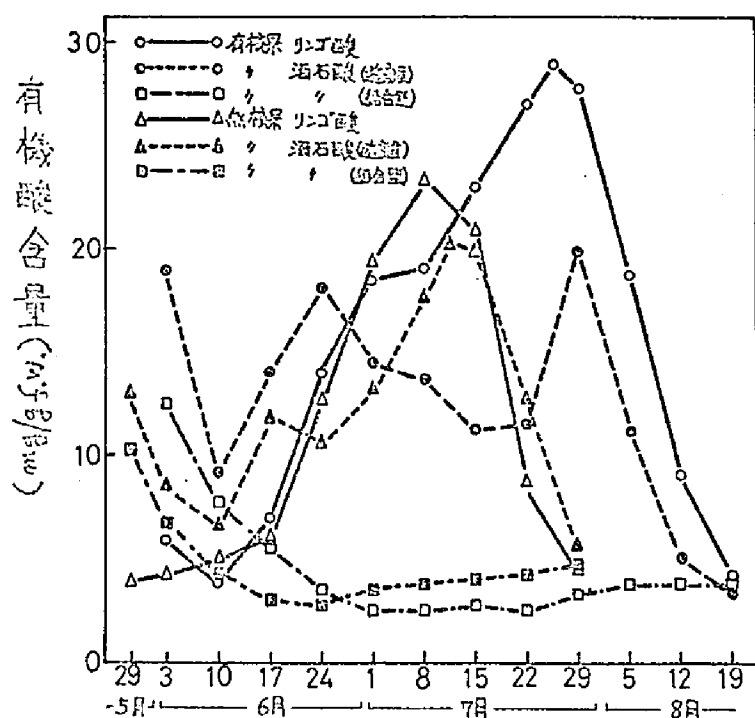


第5図 ブドウ果実中の有機酸のガスクロマトグラム

3% SE-30 (クロモソ-7⁰W, AW, DMCS), 3mm x 2m ガスクラム,
 N₂: 60 ml/分, 125~200°C (5°C/分), 1: α-ケトグルター酸,
 2: コハク酸, 3: フマル酸, 4: リンゴ酸, 5: 酒石酸, 6: クエン酸

ゴ酸と酒石酸が大部分を占めていた。また、第Ⅰ期と第Ⅲ期にはその他の微量な有機酸の存在も認められた。

第6図はリンゴ酸と酒石酸の消長を示したものであり、リンゴ酸含量は開花期より成熟開始期まで急速に増加するが、それ以後は逆に急速に減少することが認められた。遊離の酒石酸含量は開花期にやや高く、そ



第6図無核および有核デラウェア果実中の有機酸含量の消長

の後減少して開花後3週目ごろと成熟開始期に高くなる傾向が認められたが、それ以後はリンゴ酸と同様に急速に減少した。結合型の酒石酸含量は開花期に最も高く、その後は減少し熟期までほぼ一定で変化しなかった。

果実の発育期に対応させた場合、これらの有機酸含量の消長の傾向は無核果実と有核果実ではほとんど差異が認められず、無核果実では熟期の促進に伴って、全体的なパターンが短縮されていた。

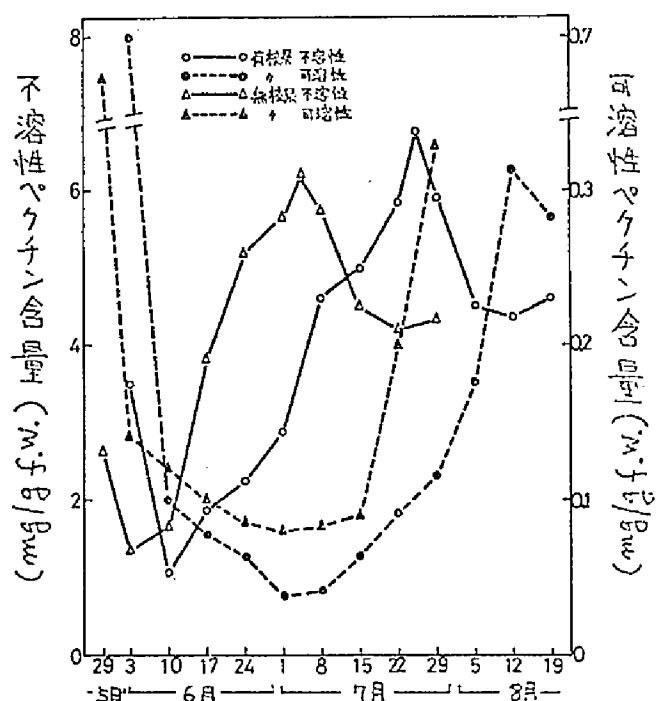
第4節 ペクチン含量の消長

ブドウ果実は成熟開始期を過ぎると糖含量が急増し、有機酸含量が急減することが前節までに明らかとなったが、ブドウ果実は成熟開始期を過ぎると急に軟化が始まることもよく知られている。そこで、果実の軟化に大きく関与するといわれているペクチン物質の消長について調べた。

ペクチン物質の分析には前節までに述べた80%エタノール抽出残さを用い、McCombとMcCready (1952) およびMcCreadyとMcComb (1952) の方法に従い、カルバゾール比色法を用いて行なった。すなわち、全ペクチン含量は80%エタノール抽出残さに0.5%ベルゼン溶液を加え、pHを11.5に調節し、0.1gのペクチナーゼで1時間加水分解後、3液について定量した。可溶性ペクチンは残さを蒸留水で抽出し、3倍量のエタノールを加え沈澱させ、全ペクチンと同様にして定量した。また、不溶性ペクチンは全ペクチンから可溶性ペクチンを差引いて求めた。

無核および有核デラウエア果実中のペクチン物質の消長は第7図に示すとおりであり、不溶性ペクチンは開花後1週目までは減少するが、その後は成熟開始期まで増加し、それ以降は再び減少することが認められた。しかし、熟期の約10日前からはほぼ一定となった。

一方、可溶性ペクチンは開花期に最も多



第7図 無核および有核デラウエア果実中のペクチン含量の消長

く、果実発育の第Ⅰ期の中頃までは漸減し、その後は成熟するにつれて増加することが認められた。

このような傾向は無核および有核果実ともに共通してみられた。また、デラウエア果実では、全ペクチンのうち不溶性のものが大部分を占めていたが、一般的傾向としては、果実の成熟に伴って不溶性ペクチ

ンが減少し、可溶性ペクチンが増加すること
が認められた。

第5節 考 察

一般に、果実の生長曲線はダブルシグモイド曲線を示すものとシングルシグモイド曲線を示すものがあることはよく知られているが、ブドウ果実はそのなかでも典型的なダブルシグモイド曲線を示すものとされている (Leopold, 1964)。さらに、ブドウ果実では果実发育の第Ⅱ期と第Ⅲ期の境を、とくに *veraison* と呼んでおり、このときを境にして糖含量が急増し、有機酸含量が急減して、軟化と着色が始まるとされている。すなわち、ブドウ果実はこの時期を過ぎると、急速に成熟過程が始まると考えられ、果実の成熟にとって成熟開始期はきわめて重要な時期に当たっていると思われる。

本実験に用いたデラウェア果実では、無核果は開花5週目、有核果は7週目が成熟

開始期に当たっており、両果実ともこの時期を過ぎると糖含量が急増し、有機酸含量が急減することが認められたが、ヤクチン物質の増減と成熟開始期とは必ずしも一致しなかった。

果実の発育に伴う糖および有機酸の消長については Nitsch (1965), Whiting (1970), Ulrich (1970) および Hulme (1971) らの総説があり、それらによると一般に果実中に含まれる遊離の糖としてはグルコース、フラクトースおよびシュクロースが主要なものであり、有機酸としてはリンゴ酸とクエン酸である。

一方、ブドウ果実の発育に伴う糖の消長については Kliever (1965 b, c, 1966 a, b) の一連の報告があり、それらによると果実発育の全期間を通じて、糖としてはフラクトースとグルコースが大部分を占めている。しかし、シュクロースやラフィノースも微量ではあるが存在し、成熟期になると若干増加すると報告している。本実験でも、ガスクロマトグラムの結果からみると、これら

の報告とほぼ一致しているように思われる。

デラウェア果実におけるフラクトースとグルコースの消長についてみると、他のブドウ (Kliwer 1965b) と同様に、成熟開始期を過ぎると急速に増加し始め、その後の成熟の進行とこれらの糖含量の増加パターンとはよく一致していた。また、糖の中でも本品種ではフラクトースは成熟開始期以前ではグルコースに比べてきわめて微量にしか存在せず、そのために成熟開始期の前後におけるフラクトースの含量変化はグルコースよりも特徴的であり、成熟の指標として糖を用いる場合、フラクトースがとくに有効であると思われた。さらに、果実中の糖含量が果実発育の第三期に入ると急に増加することは、モモ (Ishida ら, 1971) でも認められているが、ブドウ果実における成熟の大きな特徴の一つであると思われた。

Kliwer (1965a, 1966a, b) によると、ブドウ果実中に存在する主要な有機酸はリンゴ酸と酒石酸であり、これらの有機酸含量は成

熟開始期までは増加するが、それ以降は減少するという。また、Peynaud と Ribéreau-Gayon (1971) はリンゴ酸と酒石酸以外にクエン酸、フマル酸およびコハク酸も微量ながら存在すると報告している。

デラウエア果実においては、ガスクロマトグラムの結果より考えると、リンゴ酸と酒石酸が主要なものであり、他の微量な有機酸の存在も認められたが、本調査ではそれらがどのようなものであるかは同定するに至らなかった。

成熟過程における有機酸の消長をみると、酒石酸は成熟の進行とは必ずしも一致した消長を示さなかったが、リンゴ酸含量は無核および有核果実ともに成熟開始期を過ぎると成熟の進行とともに急速に減少することから、リンゴ酸含量の消長を成熟の指標として用いることは有効であると思われる。

Saito (1968) は、デラウエアブドウ果実では発育の全期間に渡り、酒石酸の大部分は結合型で存在すると述べている。また、

Kliever (1967) はブドウの品種によって、酒石酸の遊離型と結合型の割合は異なることを認めている。本実験では、結合型の酒石酸は含量も少なく、また果実の発育に伴って変化することはなく、成熟との関連性はまったくみられなかった。

果実中のペクチン物質については、Joslyn (1962) によって示されているように、一般にペクチンは細胞の重要な構成成分の一つであり、果実では肉質との関係において重要なものと考えられている。すなわち、果実の成熟とともに不溶性ペクチンが可溶性ペクチンに変化するとされている。

本実験においても、成熟開始期までは不溶性ペクチンは増加すること、それ以後は急速に減少することが認められた。しかし、Hopkins (1930) および Carter (1968) がブドウ果実で報告している結果とは異なり、熟期の約10日前で一定となり、それ以後は変化しなかった。

一方、可溶性ペクチンは成熟とともに増

加したが、成熟開始期との関連性はあまりみられず、また未熟な時期にも多量に存在することを考えると、成熟開始期を過ぎると果実が急に軟化するのには、主として不溶性ペクチンが減少することと関係があるように思われた。

ブドウ果実の成熟の指標としては、Hale (1968) は還元糖とリンゴ酸含量の比を、また Hale ら (1970) は着色の割合を用いている。しかしながら、ブドウ果実のアントシアニン含量は成熟期間中の光度により大きく左右され、またデラウエア果実では糖含量が14%前後になって始めて増加する(内藤, 1965)とされている。さらに、小林ら(1965)および小林(1970)によると、ブドウ果実では成熟期の温度条件により、糖含量はあまり影響を受けないが、有機酸含量は大きく影響されるという。

このような報告および本実験の結果から考えて、デラウエア果実の成熟相においては、フラクトースとリンゴ酸含量の消長が

最も特徴的であり、したがって当品種の成熟を検討する場合、果実内成分のうちではこれらのものを指標として用いることが最も有効であると思われた。

第6節 摘 要

- 1) テラウエア果実の成熟要因を検討するための基礎資料を得るために、無核および有核果実を用いて、成熟に伴って大きく変化すると思われる主要成分の消長を果実の発育とあわせて調査した。
- 2) 果実の発育ならびに主要成分の消長パターンには無核および有核果実間に本質的な差異は認められなかった。
- 3) 果実発育の全期間を通じて、糖としてはフラクトースとグルコースが主要なものであり、それらは成熟開始期を過ぎると急速に増加することが認められた。とくに、フラクトースはグルコースに比べて成熟開始期前では、きわめて微量であつたので、

成熟開始期の前後における含量の変化はより顯著であつた。

4) 有機酸としてはリンゴ酸と酒石酸が主要なものであり、成熟開始期まではその含量は増加し、その後は急速に減少するが、このような傾向はとくにリンゴ酸において顯著に認められた。

5) 不溶性ペクチンは成熟開始期まで増加し、それ以降は急に減少して熟期の約10日前で一定となつた。また、可溶性ペクチンは果実の発育中期まで減少し、その後は熟期まで増加する傾向を示した。

6) 以上のことから、デラウエアブドウ果実では、成熟相におけるフラクトースおよびリンゴ酸含量の消長が最も特徴的であり、成熟の指標としてこれらの成分の消長を用いるのが最適であると思われた。

第2章 果実の成熟とエチレン

果実にとって、エチレンはいわゆる成熟ホルモンとして作用しており、多くの果実において成熟期にエチレン発生量が増加することが認められている (Burg, 1962, Biale と Young, 1962, Hansen, 1966, McGlasson, 1970, Abeles, 1972, 1973)。とくに、リンゴ、西洋ナシ、バナナ、マンゴおよびアホカドなどのクライマクテリック型の果実では、成熟の直前に多量のエチレンが発生することはよく知られており、そのエチレンにより呼吸の上昇が起こり、成熟が誘起されると一般に考えられている。そのような果実では、エチレンまたは CEPA (2-chloroethylphosphonic acid) 処理により、呼吸の上昇が誘起され成熟が促進されるとされている。しかし、非クライマクテリック型の柑橘類でも、エチレンや CEPA 処理により呼吸が上昇し、成熟が促進されることが知られている (Abeles, 1973)。

一方、ブドウについては、成熟とエチレンとの関係についての報告は少なく、わずかに Hale ら (1970) および Coombe ら (1973) の報告があるのみである。これらの報告によると、エチレンはブドウ果実の成熟に対しては、他の果実においてみられるような積極的な役割を果たしているようには思われない。すなわち、ブドウ *Donadillo* では成熟期においてもエチレン発生産はクライマクテリック型果実のように著しく増加することではなく (Coombe S, 1973), またエチレンおよび CEPA 処理は果実発育のごく限られた時期にのみ、わずかに成熟を促進する (Hale S, 1972) が、その効果はクライマクテリック型果実に比べると弱いように思われる。

本章では、テラウエアブドウ果実の成熟とエチレンとの関連性を明らかにするため、果実の発育に伴う内生エチレンの消長ならびに CEPA 処理が果実の成熟におよぼす影響について調査した。

第1節 内生エチレンの消長

果実の成熟と内生エチレンとの関係を知る目的で、無核デラウェア果実（熟期：7月20日）、有核デラウェア果実（熟期：8月18日）および第3章で述べる方法により2,4-D (2,4-dichlorophenoxyacetic acid) を無核デラウェアに処理した果実（熟期：8月5日）を用い、エチレン発生量の消長と成熟との関連性を比較検討した。

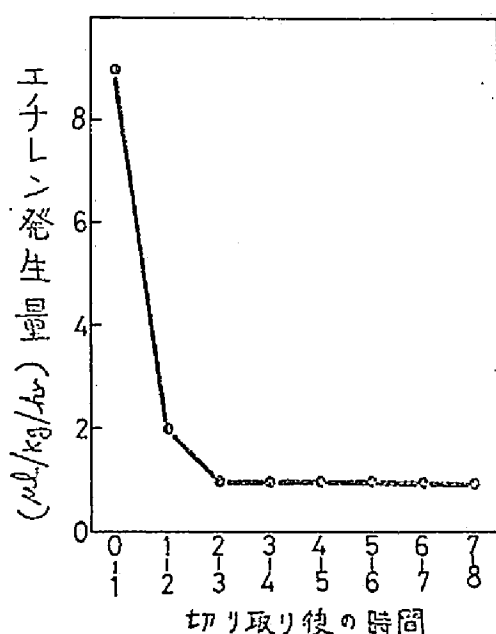
果実から発生するエチレンの捕集ならびに再発生は Young ら (1952) の方法を用いた。すなわち、果房を樹体より切り取り、室温で3時間放置後デシケータに入れ、空気を1分間200mlの割合で通気し、0.25Mの赤色酸化第2水銀を含む2Mの過塩素酸で5時間0℃下で捕集した。なお、捕集を完全に行なうために、20mlの過塩素酸水銀の入った試験管を3本直結し、さらに *n*-7°タノールを少量加え、泡立ちをよくした。

一方、果房が樹体に着生したままの状態

でエチレン発生量を測定するため、尺鉢植えの幼樹を用い、果房を小さなポリエチレン袋で被袋し、空気が漏れないようにして2本のガラス管を挿入し、一方を過塩素酸の入った試験管に接続し、他方には長いビニルパイプを接続して葉などからのエチレンの混入を避けるようにした。さらに、過塩素酸水銀の入った試験管はアスピレーターに接続してエチレンを24時間0℃で捕集した。

過塩素酸水銀からのエチレンの再発生は、過塩素酸水銀の一定量に、半量の4N-塩化リチウムを0℃で加え、80℃に3分間保った後室温になるまで約30分間放置し、発生したエチレンをMaxieら(1965)の方法に従いGLC(FID)で定量した。なお、カラム条件としては、充填剤に活性アルミナ(80~100メッシュ)を用い、3mm×2mのステンレスカラムで、温度は50℃とした。

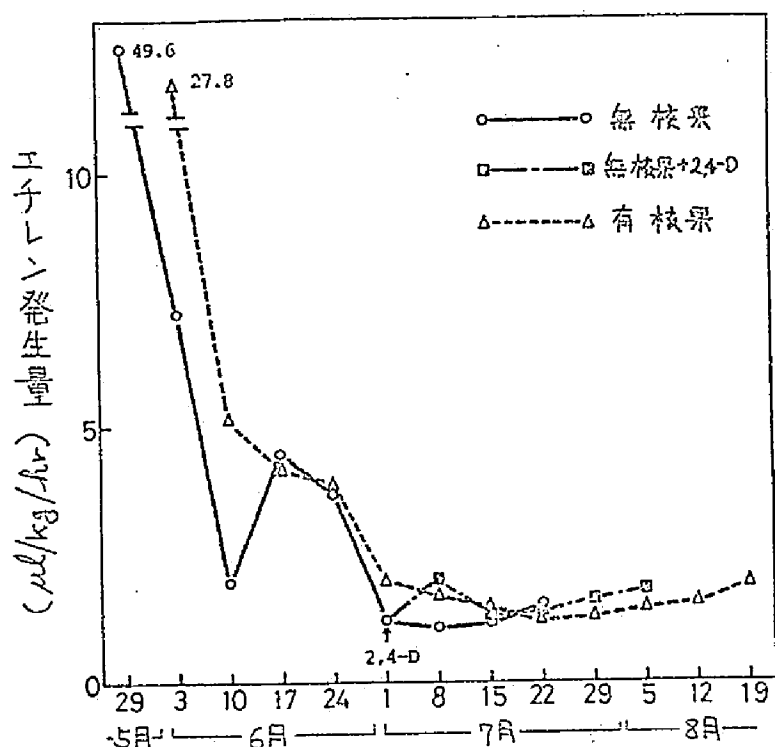
第8図は樹体より切り取った果房のエチレン発生量の経時的变化を示したものであ



第8図 樹体より切り取った果房のエチレン発生量の経時的变化

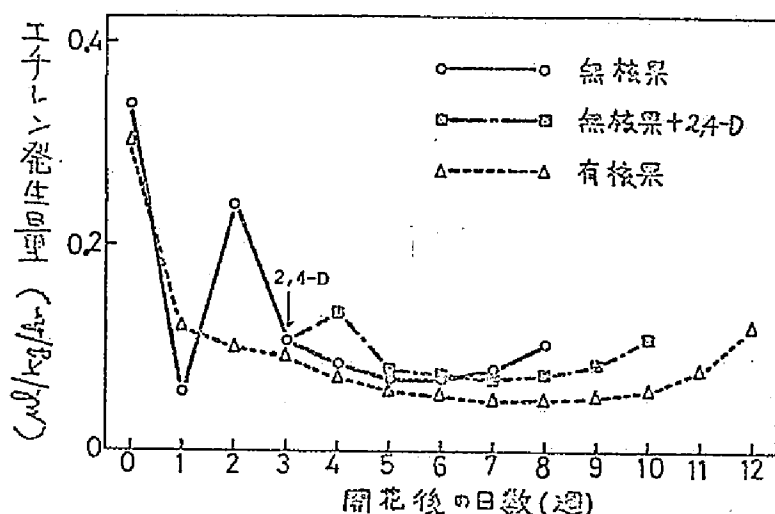
る。すなわち、本実験に用いたデラウェア果房は、樹体より切り取ると、その直後においてはきわめて多量のエチレンを発生するが、切り取り後3時間から8時間まではエチレン発生量が一定していることが認められ、エチレンの捕集は切り取り後3時間から8時間までが適当であった。

樹体より切り取って測定した果房ならびに樹体に着生したままで測定した果房から



第9図 無核,有核および2,4-D処理無核デラウェア果房のエチレン発生量の消長(切り取り果房)

のエチレン発生量の消長は、それぞれ第9図および第10図に示すとおりである。果房が樹体に着生した状態で測定したものと切り取ったものとを比較すると、エチレン発生量の消長パターンには相違は認められず、いずれの果房でもエチレン発生量は開花期に最も多く、その後は減少してほぼ一定となり、成熟^期になるとわずかに増加すること



第10図 無核、有核および2,4-D処理無核デラウェア果房のエチレン発生量の消長(着生果房)

が認められた。この傾向には、熟期の早晚による差異は認められず、いずれの果房でも熟期になるとややエチレン発生量が増加したが、成熟に先行してエチレン発生量が多くなることはなかった。また、ジベレリンおよび2,4-Dの処理直後では、エチレン発生量が一時的に増加することが認められた。

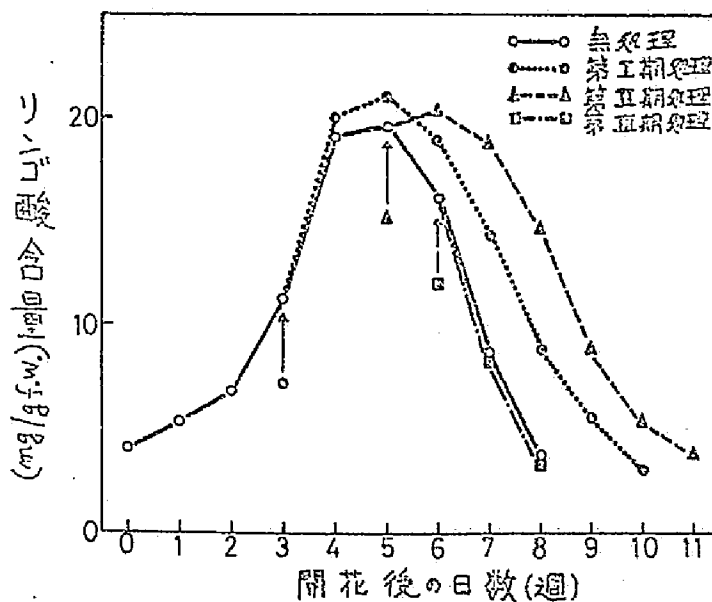
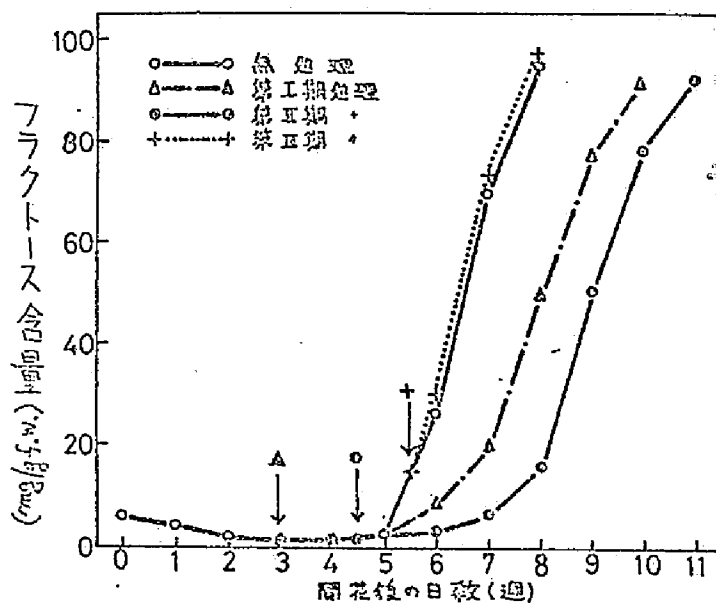
第2節 CEPA処理が果実の成熟に及ぼす影響

前節で述べたように、デラウェア果実の

成熟相におけるエチレン発生量にはきわだ
った変化がみられず、デラウエア果実の成
熟とエチレンとの間には積極的な関連性は
認められなかった。そこで、本実験ではこ
のこをさらに詳しく調べるために、果実
の各発育相ごとにCEPA処理を行ない、成
熟におよぼす影響を検討した。

供試材料としては無核デラウエアを用い、
果実発育の第Ⅰ期（6月20日）、第Ⅱ期（
6月30日）および第Ⅲ期（7月10日）に
CEPAの250, 500および1000 ppm溶液を果房
に浸漬処理した。なお、ブドウ果実への水
溶液の付着程度は開花後しばらくするとき
わめて悪くなるため、本実験では処理はす
べて70%エタノール溶液を用い、ツイン20
を0.05%加用した。また、成熟の指標とし
てはフラクトースとリンゴ酸含量の消長を
第1章で述べた方法により分析して用いた。

CEPA(500ppm)処理が無核デラウエア果
実の成熟におよぼす影響をフラクトースと
リンゴ酸含量の消長でみると第11図に示す



第11図 無核デラウェア果実の成熟に及ぼす
CEPA (500 ppm) 処理の影響 (矢印は
それぞれの処理日を示す)

とありである。果実発育の第Ⅰ期および第Ⅱ期での CEPA 処理は果実の成熟を抑制し、熟期は無処理のものに比べて 2~3 週間遅延することが認められた。しかしながら、これらの処理では脱粒や枯死するものが多く、正常な成熟を示さない果実がかなりみられた。第Ⅲ期における CEPA 処理は、果実の成熟にほとんど影響をおよぼさなかったが、果頂部の裂果するものが多くみられた。

一方、CEPA の濃度については、1000 ppm では脱粒や果房の枯死が一層多くみられ、また 250 ppm ではいずれの処理でも成熟に対してはほとんど影響しなかった。

第3節 考 察

果実の成熟と内生エチレンとの関係については、一般にクライマクテリック型の果実は呼吸の上昇に先立ってエチレンの発生が増加するが、非クライマクテリック型の果実では成熟期における顕著なエチレン発

生はみられないとされている (Burg, 1962, Pratt ら, 1969, Abeles, 1973)。ブドウ果実は非クライマクテリック型であるとされており、本実験においてもデラウェア果実のエチレン発生量は、成熟期においてもわずかに増加しただけであった。しかも、完熟時におけるエチレン発生量が成熟開始期以降においては最も多く、成熟に先立ってエチレン発生量が増加することはなかった。このことは、Coombe ら (1973) もブドウ *Donadillo* を用いて認めており、ブドウ果実ではエチレンは他の果実ほどには、成熟に対して重要な役割を果たしていないように思われると述べている。

一方、果実の成熟におよぼすエチレンまたはCEPA処理の影響についても詳しく調べられており、クライマクテリック型の果実では、ほとんどのものがそれらの処理により呼吸が上昇し、成熟が促進されるとされている (Pratt ら, 1969, 岩堀, 1969, McGlasson, 1970, Weaver, 1972, Abeles, 1972, 1973)。また、

非クライマクテリック型の果実である柑橘類でもエチレンまたは CEPA 処理により、呼吸の上昇とエチレン発生の増加がみられ、成熟が促進されるとされている(Abeles, 1973)。本実験においては、CEPA 処理は果実発育の第Ⅰ期および第Ⅱ期では成熟を抑制し、第Ⅲ期処理でも成熟を促進することはなかった。このことについて、Hale ら (1970) はブドウ Shiraz と Donadillo を用いてエチレンおよび CEPA 処理を行ない、果実発育の第Ⅰ期と第Ⅱ期の前半では成熟が抑制されるが、第Ⅱ期の後半では逆に成熟が促進されることから、第Ⅱ期の重要性を強調している。このようなことを考えると、本実験に用いた無核デラウェア果実は成熟開始期から熟期までの期間が著しく短いために、たとえ CEPA で成熟が促進されたとしても、無処理果実との差異がほとんど現われなかったのではないかと思われる。さらに、Hale ら (1970) の実験では、エチレンまたは CEPA の処理に先立って、果房内の果粒の

大きさを厳選しており、そのような条件下でも最大の成熟促進効果は6日間であったと報告している。

一方、Haleら(1970)はオーキニンギブドウ果実に処理すると成熟が抑制されること、またエチレンならびにCEPA処理はごく限られた時期においてではあるが、成熟を促進することより、ブドウ果実の成熟はオーキニンとエチレンのバランスで左右されるのではないかと示唆している。しかし、Coombeら(1973)はブドウ *Doradillo* を用いて、成熟開始期の21日前より成熟開始期までCEPA処理を行ない、その後のエチレン発生量について調査しているが、それによると、成熟に対して抑制的に作用するような処理時期をも含めて、すべてのCEPA処理でエチレン発生量が増加し、しかもその発生量の増加は熟期まで持続されることを認めている。このことは、CEPA処理による成熟抑制効果と矛盾しているように思われるが、Haleら(1970)はその点について、

CEPA 処理による成熟抑制作用は、CEPA 処理により内生オーキシンレベルが増加するためであると考えている。

以上のようなことを考え合わせると、デラウエアブドウ果実では内生エチレンは成熟とはほとんど関連性がなく、また CEPA 処理も、このような早生品種に対しては、ほとんど効果がないように思われる。

第4節 摘 要

- 1) デラウエアブドウ果実の成熟とエチレンとの関連性を明らかにするため、開花より成熟までの内生エチレンの消長ならびに CEPA 処理が果実の成熟におよぼす影響について調査した。
- 2) 果実のエチレン発生量は開花期に最も多く、その後は減少して一定となり、成熟期になってもわずかに増加しなかった。
- 3) CEPA 処理は果実の成熟を促進することはほとんどなく、成熟開始期前の処理で

は逆に成熟を抑制した。

4) 樹体に着生している果房と切り取った果房との間には、エチレン発生量の消長パターンには差異は認められなかった。

5) これらのことから、テラウエアブドウ果実の成熟にはエチレンはほとんど関与していないように思われた。

第3章 果実の成熟に及ぼすオーキシン、ジベレリンおよびサイトカイニン処理の影響

果実の発育におよぼすオーキシン、ジベレリンおよびサイトカイニンの影響については、初期発育との関連においてはこれまでから詳しく調べられているにもかかわらず、後期発育とくに成熟との関係を取り扱った報告はきわめて少ない。

一般に、オーキシン、ジベレリンおよびサイトカイニンは植物組織の若さを維持する性質があり、これらのホルモン処理により植物組織の老化が抑制されることはよく知られている (Thimann, 1972)。果実組織の老化に対する考えは研究者によって異なるが、菅名 (1970) は成熟と老化を時期的に区別することは困難であるけれども、成熟に引続く段階が老化であると考えている。また、Sacher (1973) は成熟の開始はとりもなおさず老化への第1歩であると述べている。いずれにしても、これまでの研究によると、こ

これらの植物ホルモンは果実の成熟に対しては抑制的に作用するとされている (Weaver, 1972)。

そこで、本章ではこれらの植物ホルモンがデラウエアブドウ果実の成熟におよぼす影響を調査した結果について述べる。

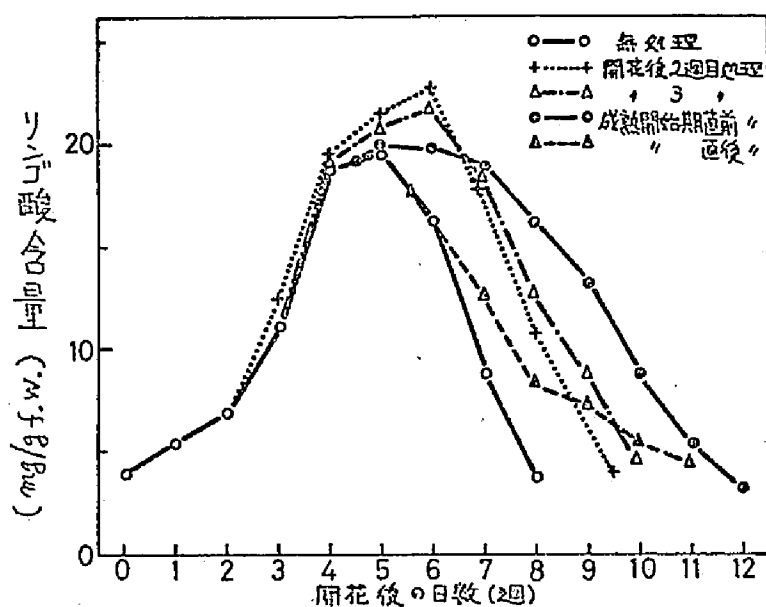
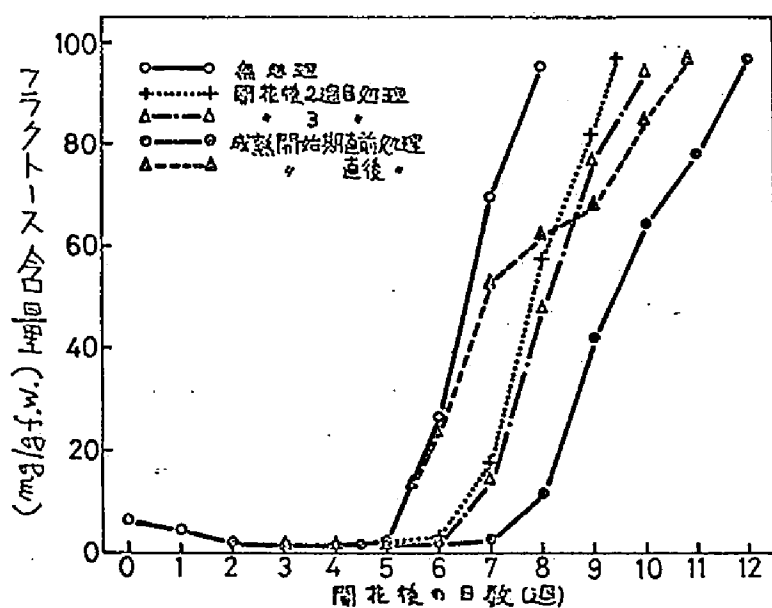
第1節 オーキシン処理が果実の成熟に及ぼす影響

オーキシンがデラウエアブドウ果実の発育ならびに成熟に対して、どのような影響をおよぼすかを知るために、無核および有核果実を供試して、果実の全発育期間に渡り、2,4-D (2,4-dichlorophenoxyacetic acid) の 100 ppm 溶液を果房に浸漬処理した。

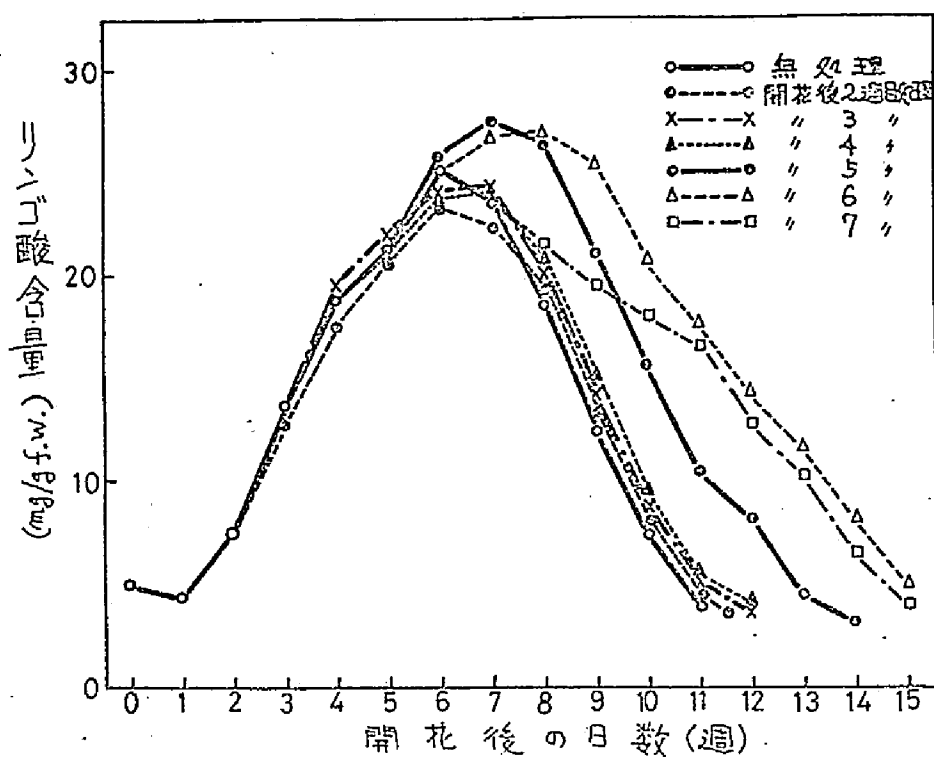
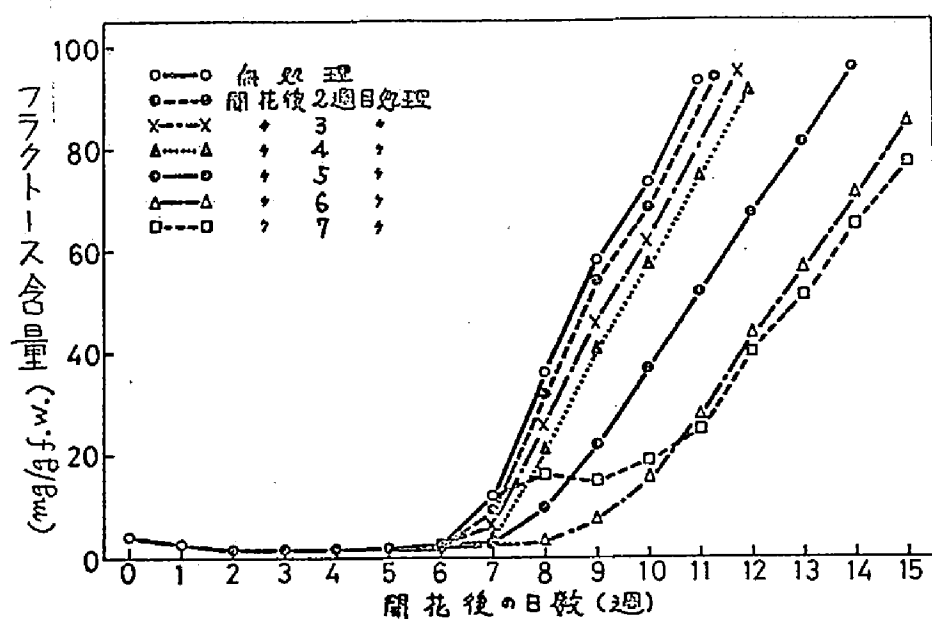
また、無核デラウエアを用いて、成熟開始期の直前に IAA (indoleacetic acid), NAA (naphthaleneacetic acid), 2,4-D の 100 ppm 溶液および 2,4,5-T (2,4,5-trichlorophenoxyacetic acid) の 40 ppm 溶液を果房に浸漬処理し、果実の

成熟におよぼす影響について調査した。なお、処理は第2章と同様すべて70%エタノール溶液(ツイン20, 0.05%加用)とし、成熟の指標としてはフラクトース含量またはリンゴ酸含量の消長を用いた。また、果実の肥大は樹体に着生した状態で、毎週同一の果実の横径を測定して求めた。

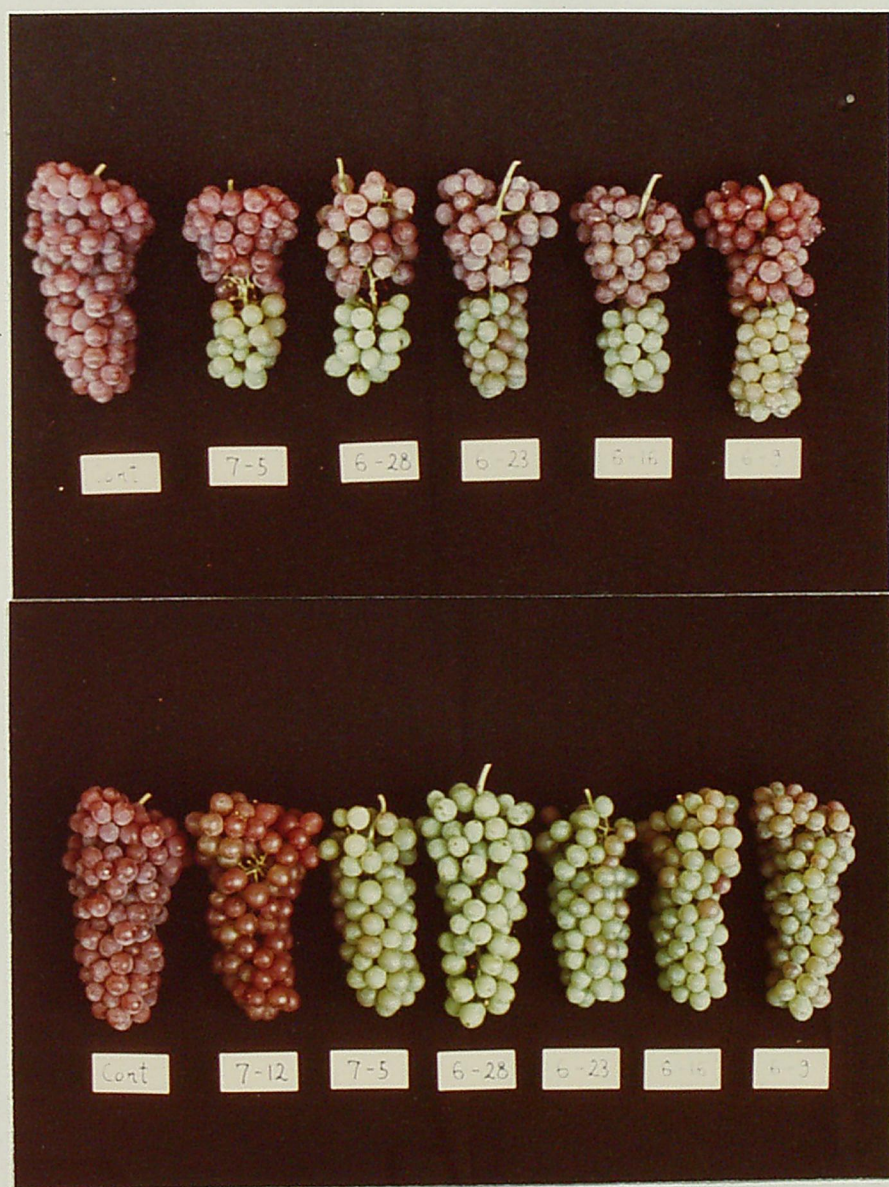
2,4-D処理が無核および有核デラウェア果実の成熟におよぼす影響をフラクトース含量とリンゴ酸含量の消長よりみると、それを第12図および第13図に示すとおりである。無核および有核果実ともに、2,4-Dの処理時期が無処理果実の成熟開始期に近いほど、成熟が強く抑制される傾向が認められ、最も効果が大きかったものでは、両果実ともに無処理果実に比べて熟期が約1か月遅延することが認められた。しかしながら、無核果実ではいずれの処理でも、かなり成熟が抑制されたが、有核果実では成熟開始期の前後における処理でのみ、顕著な成熟抑制効果が認められた。



第12図 無核デラウェア果実の成熟に及ぼす
2,4-D処理の影響

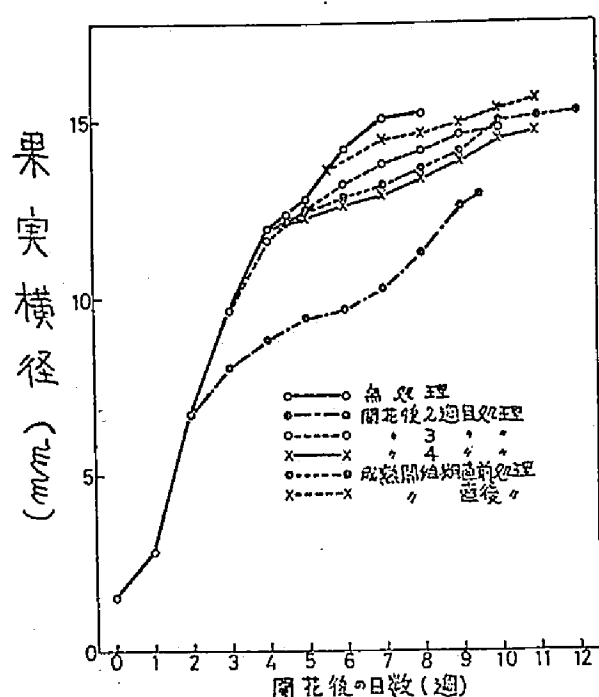


第13図 有核デラウエア果実の成熟に及ぼす2,4-D処理の影響



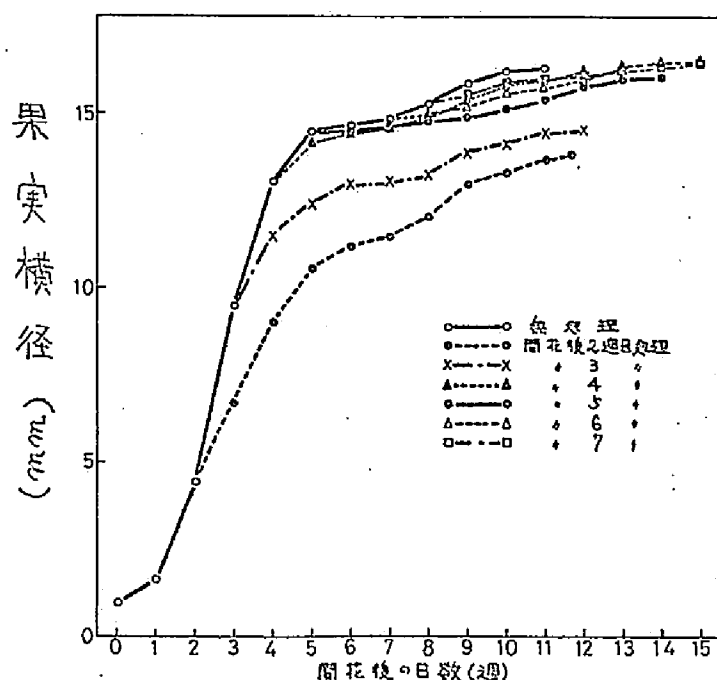
第14図 無処理果房の熟期における2,4-D
 処理果房の着色状態(無核デラウェア,
 上:果房の下半分のみ処理, 下:果房全体処理,
 数字は処理の月-日を示す)

第14図は無処理果房の熟期における2,4-D処理果房の着色状態を、無核デラウエアについて示したものである。これによると、成熟開始期の直前に当たる6月28日処理で最も着色が抑制され、その他の時期の処理では若干着色が始まっているのが認められる。また、このような状態は果房の下半分だけを処理したもの（第14図の上）について、より一層明瞭に認められる。



第15図 無核デラウエア果実の发育に及ぼす2,4-D処理の影響

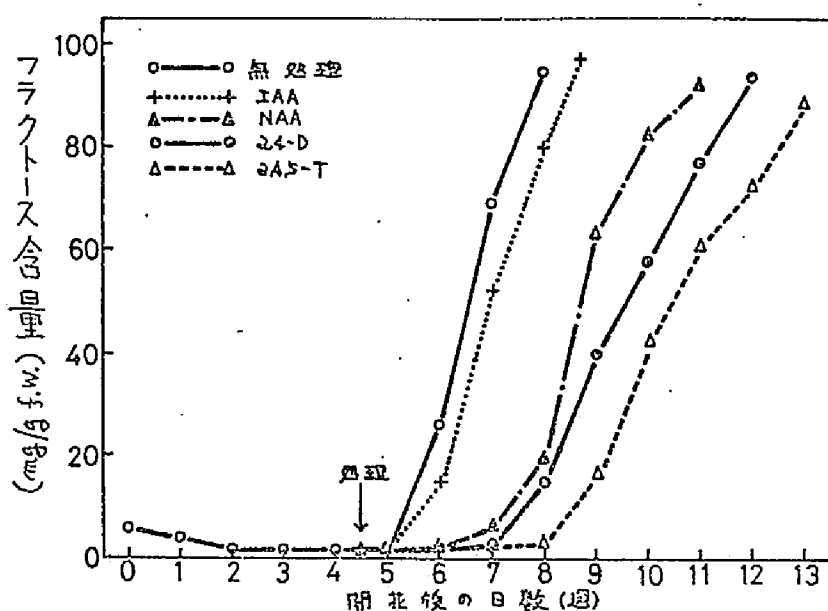
一方、2,4-D処理が無核および有核テラウエア果実の発育におよぼす影響は第15図および第16図に示したとおりである。両果実ともに処理時期が開花期に近いほど、その後の果実の発育は抑制され、とくに開花後2週目処理ではその程度は著しく、熟期における果径もきわめて小さかった。しかしながら、開花後4週目以後の処理においては、熟期における果径には無処理のものとは



第16図 有核テラウエア果実の発育に及ぼす2,4-D処理の影響

の差異はほとんど認められなかった。また、2,4-D処理により果実発育の第Ⅱ期の期間が長くなることから、無核および有核果実ともに認められた。

成熟開始期直前の各種のオーキシン処理が無核デラウエア果実の成熟におよぼす影響は第17図に示すとおりである。すなわち、果実の熟期はIAAで1週間、NAAで3週間、2,4-Dで4週間、2,4,5-Tで5週間遅延し、オーキシンとしての作用性の強さの順に成熟



第17図 成熟開始期直前のオーキシン処理が無核デラウエア果実の成熟に及ぼす影響



第18図 無処理果房の熟期における
各処理果房の着色状態(無核デラウェア)

の抑制作用も強いことが認められた。また、オーキシシン処理による成熟の抑制は、単に熟期が遅延しただけでなく、果実の成熟開始期が遅延することによって引き起こされていた。

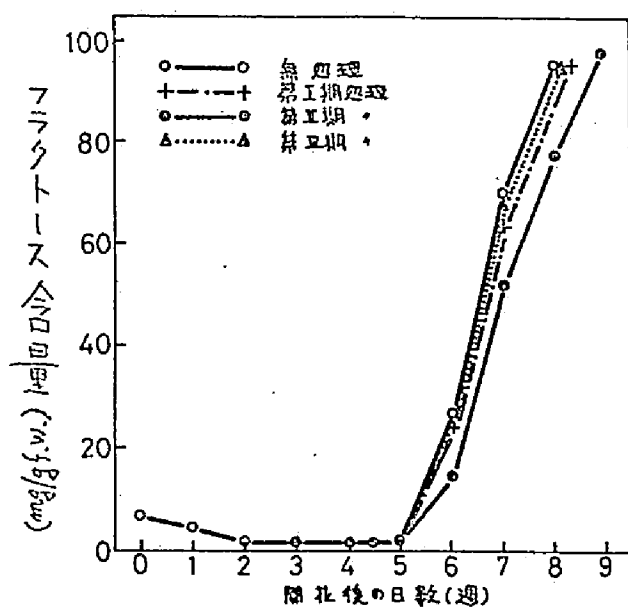
これらオーキシシン処理による成熟遅延の状態を、無処理果実の熟期において比較すると、第18図に示すようである。NAA, 2,4-D および 2,4,5-T は果実の成熟を著しく抑制し、無処理果実の熟期においては、まだまった

く着色してゐないが、2,4,5-Tを除くすべての処理果房は最終的には正常に成熟した。しかし、2,4,5-T処理では脱粒や枯死する果実が多く、正常に成熟しない果房が多くみられた。

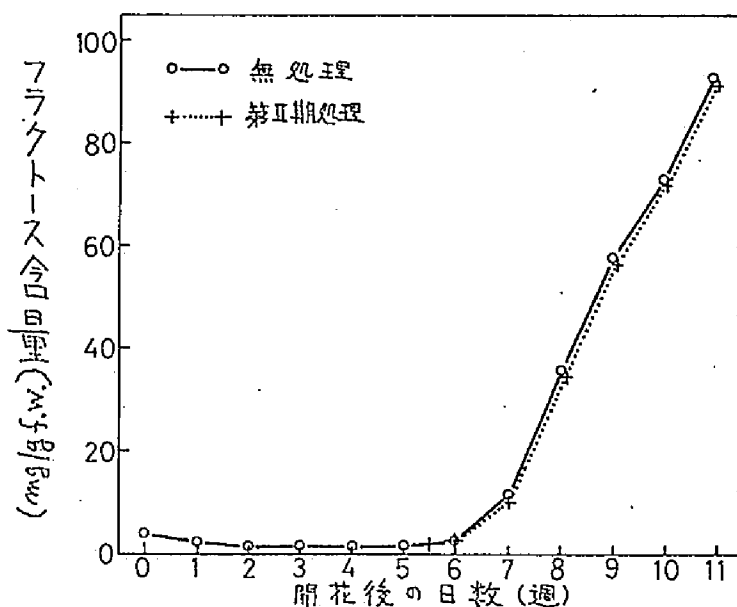
第2節 ジベレリンおよびサイトカイニン処理が果実の成熟に及ぼす影響

ジベレリンおよびサイトカイニンとデラウエアアドウ果実の成熟との関係を調べるために、無核および有核果実を供試して、果実発育の第Ⅰ期、第Ⅱ期および第Ⅲ期に果房への浸漬処理を行なった。ジベレリンとしては GA_3 を、またサイトカイニンとしてはベンジルアデニン(BA)を用い、濃度は両者とも 1000ppm (70%エタノール溶液、ツイン20, 0.05%加用)とし、成熟の指標としてはフラクトース含量の消長を用いた。

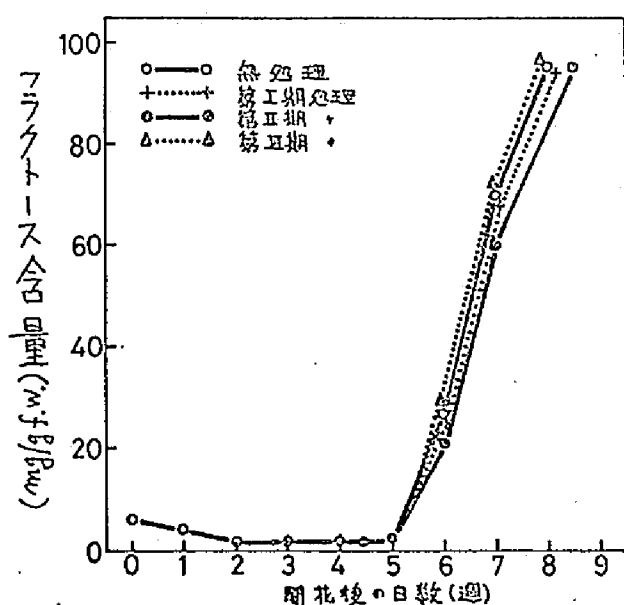
第19図と第20図はそれぞれ無核および有核デラウエア果実の成熟におよぼすジベレ



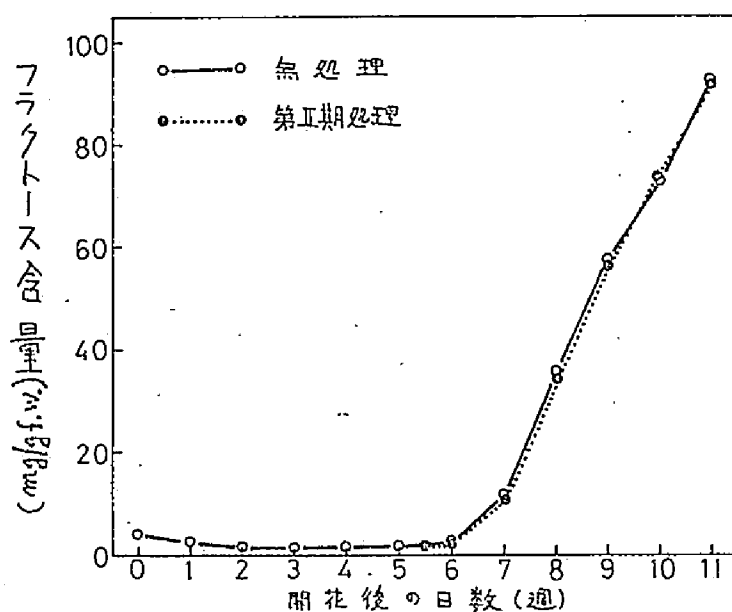
第19図 無核デラウェア果実の成熟に及ぼすジベレリン処理の影響



第20図 有核デラウェア果実の成熟に及ぼすジベレリン処理の影響



第21図 無核デラウェア果実の成熟に
及ぼすベンジルアデニン処理の影響



第22図 有核デラウェア果実の成熟に
及ぼすベンジルアデニン処理の影響

リン処理の影響を示したものである。無核デラウエアでは、果実発育の第Ⅰ期および第Ⅲ期におけるジベレリン処理は、果実の成熟に対してほとんど影響しなかったが、第Ⅱ期処理では、わずかに成熟が抑制された。しかし、有核デラウエア果実では、いずれの処理時期においても、ジベレリンは成熟に対してまったく影響しなかった。

無核および有核デラウエア果実の成熟におよぼすベンジルアデニン処理の影響は、第21図と第22図に示すとおりである。無核デラウエアでは、ベンジルアデニンは果実発育の第Ⅱ期処理でのみわずかに成熟を抑制したが、有核デラウエアでは、いずれの処理時期においても、果実の成熟に対してはまったく影響しなかった。

第3節 考 察

各種の植物ホルモン処理が果実の発育ならびに成熟におよぼす影響については、こ

れまでに多くの報告がみられる。Lewis と Coggins (1964), Coggins と Lewis (1965)ならびに Lewis (1967)は柑橘類で, Dostal と Leopold (1967)はトマトで, ジベレリン処理が果実の成熟を抑制することを認め, Frenkel ら (1973)は西洋ナシでオーキシニンが, Vendrell (1969, 1970 a, b)と Wade ら (1971)はバナナ果実を用い, ジベレリン, サイトカイニンおよびオーキシニンが, また Smock ら (1962)はリンゴでベンジルアデニンが, さらに Weaver (1962)と Hale (1968)はブドウでオーキシニンが, 果実の成熟を抑制することを報告している。

このような報告から考えると, 一般的にオーキシニン, ジベレリンおよびサイトカイニンは, 果実の成熟に対しては抑制的に作用するように思われる。しかも, その場合果実の種類によって, これらの植物ホルモンのうち, どれか一つが主要な抑制因子として作用しているように思われる。

本実験の結果では, ジベレリンおよびベンジルアデニンは 1000 ppm という高濃度を

用いたにもかかわらず、果実発育の第Ⅱ期処理において無核デラウエア果実の成熟をわずかに抑制しただけであり、有核デラウエア果実では、いずれの処理時期でも成熟に対してはまったく影響しなかった。このことは、ブドウ果実に対しては、ジベレリンやサイトカイニンは初期発育にはきわめて重要な役割を果たしていると考えられるが、成熟との関連性はほとんどないように思われる。

一方、オーキシン類はデラウエアブドウ果実の成熟に対して顕著な抑制作用を示し、しかもその効果は2,4,5-Tが最も強く、以下2,4-D, NAA, IAAの順になっていた。一般に、これらの化合物のオーキシンとしての作用性は、2,4,5-Tや2,4-Dなどのフェノキシ化合物のほうがNAAのようなナフタレン化合物よりも強く、IAAなどのインドール化合物は最も弱いとされている(Leopold, 1962)。すなわち、デラウエアブドウ果実に対するオーキシンの成熟抑制作用は、オーキシンと

しての作用性の強さの順になっているように思われる。また、これらのオーキシニン化合物の安定性については、IAAは光で容易に分解されることはよく知られており、さらに植物体に吸収された場合、IAAやNAAは短時間でアスパラギンやグルコースと結合して不活性化されるが、2,4-Dは容易に結合体を形成しないことが報告されている(Amdur, 1967)。2,4,5-Tと2,4-Dを比較すると、キュウリでは2,4-Dのほうが2,4,5-Tよりも容易に不活性化されるとされている(Slifer, 1962)。これらの結果は、とりもなおさずオーキシニンとしての作用性の強さの順を示していると思われる、本実験においても、デラウエアブドウ果実の成熟抑制の程度は、用いたオーキシニンの強さの順になっているように思われた。

したがって、デラウエアブドウ果実の成熟にとっては、オーキシンは主要な抑制因子として作用しているように考えられる。同様の結果は、Weaver (1955, 1957, 1962) や

Hale ら (1968) が オーキシンの一種である BTOA (Benzothiazole-2-oxyacetic acid) を用いてブドウについて報告しており、オーキシンによる顕著な成熟の抑制現象は、ブドウ果実に共通したものであるように思われる。

無核果実と有核果実を比較すると、いずれの果実でも 2A-D の処理時期が成熟開始期に近いほど、成熟は強く抑制される傾向が認められたが、無核果実では全発育期間に渡り、比較的顕著な成熟抑制効果がみられたのに対し、有核果実では成熟開始期の前後においてのみ成熟抑制効果が明瞭にみられ、その他の時期では効果は弱かった。このことは、ジベレリンやベンジルアデニンが有核デラウエア果実の成熟に対しては、まったく影響をおよぼさなかったことを考えると、種子の有無によつて、これらの植物ホルモンに対する果実の感受性が異なることが考えられる。Lavee (1960) はブドウ Queen of Vinyard を用いて、ジベレリン処理が果実の肥大におよぼす影響を調査してい

るが、種子数が多くなるほどその効果は弱くなり、最も効果が認められたのは無核果実であったと述べている。すなわち、種子が存在する場合は、果実の生長なごびに成熟は種子により調節されており、外生ホルモンによつては果実の生長周期は簡単には乱されないが、種子が存在しない無核果実では、外生ホルモンに容易に反応するように思われる。しかし、この場合は外生ホルモンの果実への吸収が同じであるという前提が必要であり、デラウエアブドウでは、無核果実の果梗は有核果実のそれに比べて、太く、かつ長いため外生ホルモンが吸収され易いことも考えられる。いずれにしても、これらの植物ホルモンと成熟抑制との関係を明らかにするためには、外生ホルモンの果実内の消長について知る必要があると思われる。

一方、イチヂク (Crane, 1949) やアズキ (Crane, 1955) では、果実発育の第Ⅱ期におけるオーキシン処理で、果実の成熟が促進

されたと報告されている。このことに関して、MaxieとCrane (1967)はオーキシン処理により果実のエチレン発生が誘起され、そのために成熟が促進されたと考えられると述べている。事実、オーキシン処理によりエチレンの発生が誘起されることは一般に認められている (Abeles, 1973)。ブドウにおいても、Coombe (1973)はオーキシン (BTOA) 処理により、果実のエチレン発生量が増加することを認めており、またデラウェア果実でも 2,4-D 処理により、エチレン発生量が一時的に増加することが認められた。しかし、第2章で述べたように、ブドウ果実に対するエチレンの成熟促進効果はきわめて弱いと考えられるので、たとえオーキシン処理によりエチレン発生が誘起されても、エチレンによる成熟促進効果はオーキシンによる成熟抑制効果に打ち消されてしまうものと思われる。

このように果実の種類により、成熟におよぼすこれらの植物ホルモンの影響は微妙

に異なることが考えられ、それらの相違点を明らかにあるためには、果実の発育に伴う内生ホルモンの消長を知る必要があると思われるが、ブドウの場合、本実験の結果から考えると、とくにオーキシンが重要であることが推察される。

一方、オーキシン、ジベレリンおよびサイトカイニンなどの生長促進物質が果実の成熟に対して抑制的に作用するならば、生長抑制物質は成熟に対して促進的に作用する可能性が推察される。事実、SADH (Succinic acid-2,2-dimethyl hydrazide) がモモ (Beyers *et al.*, 1969, Sanavini, 1970), サクランボ (Chaplin *et al.*, 1970), トマト (Read *et al.*, 1970) およびリンゴ (Looney, 1968, Forshey, 1970) で果実の成熟を促進することが報告されている。しかし、デラウェアブドウを用いて SADH (3000 ppm) 処理を予備的に行なったが、果実の成熟に対してはまったく効果は認められなかった。さらに、Frenkel *et al.* (1973) は、ナシ果実はオーキシン処理により成熟が抑制され、逆に抗オーキシン処

理により成熟が促進されることを認めている。したがって、ブドウ果実においても、生長抑制物質と成熟との関係をさらに詳しく調べる必要があると思われる。

ブドウ果実の発育におよぼすオーキシン処理については、4-CPA (4-chlorophenoxyacetic acid) が Thompson Seedless や Black Corinth の果粒肥大や着粒数の増加に対して有効であることはよく知られており、2,4-D もある程度効果があるとされている (Weaver, 1972)。しかしながら、本実験においては、開花期に近い 2,4-D 処理はその後の果粒肥大を著しく抑制し、熟期における果径は無処理のものと比較すると、かなり小さくなることが無核および有核果実ともに認められた。この差異は、ブドウの果粒肥大を目的とする場合は、4-CPA は通常 20ppm 以下で用いられる (Weaver, 1972) のに対し、本実験では 2,4-D の 100ppm を用いたため、オーキシン濃度が高過ぎ、その結果果粒肥大が抑制されたのではないかと考えられる。また、成熟開始期前後にお

ける 2,4-D 処理は、無核および有核果実ともに最も成熟を抑制したが、これらの処理は果実発育の第Ⅱ期の期間を長くする傾向があるように思われる。オーキシン処理により、第Ⅱ期が長くなる現象については、ブドウ Donadillo でも認められており (Hale, 1968), またブルーベリーでは、第Ⅱ期の長さで内生オーキシンレベルとの間には関連性が認められると報告されている (Collins, 1966)。このようなことを考えると、本実験におけるオーキシン処理は、果実の発育を抑制するように作用し、その結果として成熟が遅延したのではないかと推察される。

第4節 摘 要

1) デラウエアブドウ果実の発育ならびに成熟におよぼすオーキシン、ジベレリンおよびサイトカイニン処理の影響について調査した。

2) 無核および有核果実ともに、オーキシ

ン処理により成熟が顕著に抑制され、とくに成熟開始期直前の処理において、その効果は最も大きく現われた。また、成熟の抑制効果は2,4,5-Tで最も大きく、以下2,4-D, NAA, IAAの順であった。

3) 開花期に近い2,4-D処理は、その後の果実発育を著しく抑制した。成熟開始期前後における2,4-D処理は、果実発育の第Ⅱ期の期間を長くする傾向が認められたが、熟期における果径は無処理のものと大差なかった。

4) ジベレリンおよびベンジルアデニン処理は、無核果実では第Ⅱ期においてわずかに成熟を抑制したが、有核果実では成熟に対する影響はまったく認められなかった。

5) 以上のことから、デラウエアブドウ果実の成熟には、ジベレリンやサイトカイニンはほとんど関与せず、オーキシンが主要な抑制因子として作用しているように思われた。

第4章 果実の成熟と内生および外生 生長促進物質の消長

果実の発育に伴う内生のオーキシン、ジベレリンおよびサイトカイニンの消長については、これまでに多数の報告があるが、そのほとんどは果実の初期発育に関わるものであり (Nitsch, 1952, 1953, 1965, 1970, Luckwill, 1957, Gustafson, 1961, Crane, 1964, 1969), 成熟との関係についてのものはあまりみられない。一般に、果実中のこれらの植物ホルモンの消長については、ジベレリンとサイトカイニンのピークはオーキシンのピークよりも早い時期に現われるとされている (Van Overbeek, 1962, Dilley, 1969)。

ブドウ果実の発育に伴う内生ホルモンの消長は、オーキシン (Nitsch ら, 1960, Coombe, 1960, Ito ら, 1969) およびジベレリン (Coombe, 1960, Iwahori ら, 1968, Ito ら, 1969) についてはすでに報告されているが、サイトカイニンについてはまったく知られていない。

一方、前章の結果からデラウエアアブドウ
果実では、ジベレリンやサイトカイニンは
成熟にはほとんど関係せず、オーキシンが
主要な抑制因子として作用しており、成熟
の開始には内生オーキシンレベルの低下が
前提条件になっていっているように思われる。ま
た、もしそうであるならば、オーキシン処
理により成熟が遅延した果実においても、
その果実の成熟に先立って、処理したオー
キシンの果実内レベルの低下が考えられる。

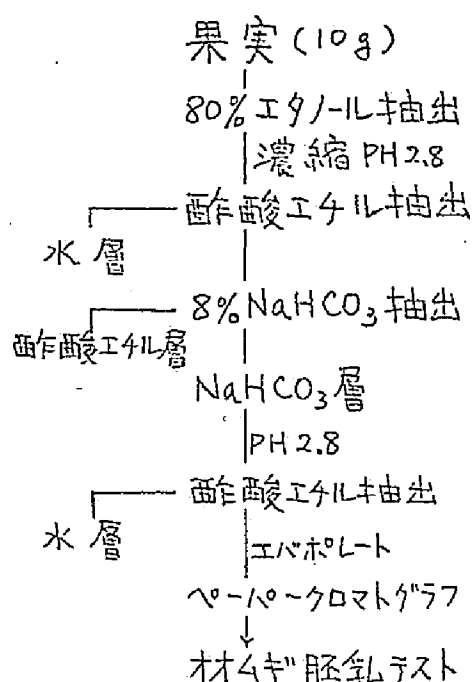
本章では、このような点を明らかにする
ため、内生のジベレリン、サイトカイニン
およびオーキシンの消長ならびにオーキシ
ン処理果実の外生オーキシンの消長と、果
実の成熟との関連性について調査した結果
について述べる。

第1節 内生ジベレリンの消長

無核および有核デラウエアを用い、果実
の発育に伴う内生ジベレリン含量の消長を

調べることにより、成熟とジベレリンの関連性について検討した。

ジベレリンの抽出は、果実（有核果実では開花後3週目以降は種子を除去）10gを80%エタノールでホモゲナイズし、0℃で48時間行なった。その際、無核果実では果面に付着していると考えられるジベレリンを除去するため、抽出に先立って80%エタノールに10分間おろす回浸漬した。抽出液は

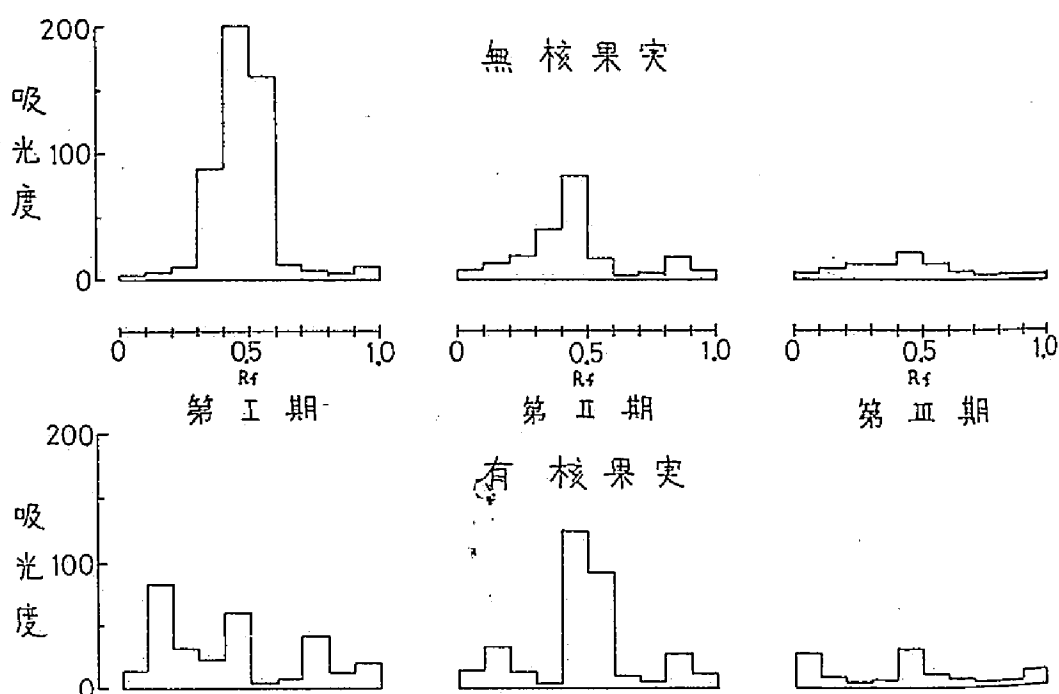


第23図 ジベレリンの抽出方法

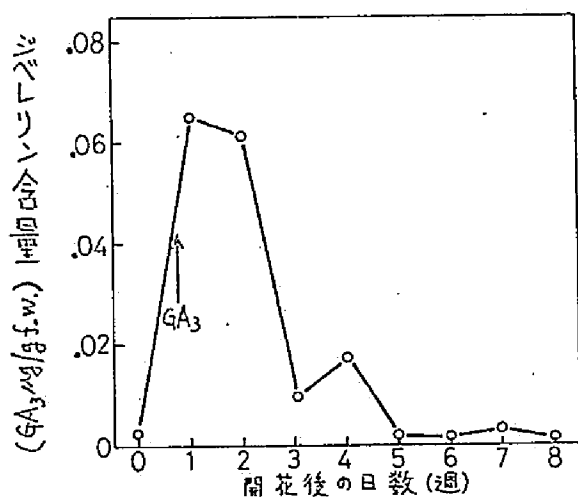
アルコールを減圧下で除去し、第23図に示す方法に従って酸性分画の抽出を行ない、その後東洋3紙NO.51を用いてペーパークロマトグラフ（イソプロパノール：アンモニア：水＝10：1：1）で分離後、Coombeら（1967）の方法を一部修正して、オオムギ胚乳テストによりジベレリンの定量を行なった。すなわち、オオムギ種子を50%硫酸に4時間浸漬後、流水でよく洗浄して類を除去し、約4時間吸水させ、1%次亜塩素酸ナトリウム溶液で20分間滅菌後、無菌的に種子を半切して無胚種子を得た。さらに、ペーパークロマトグラムを10等分し、各フラクションは直径1cmの試験管に入れ、蒸留水を1ml加えてオートクレーブ（1kg, 10分）で滅菌後、上述の無胚種子を4個1組として用いた。培養は、試験管をほぼ水平にして、1分間に1回の割合で回転させながら、27℃で36時間行なった。その後、4mlのエタノールを加えて3過し、Helbertら（1955）のアンスロン法により還元糖を定量して、ジベ

レリン含量を測定した。

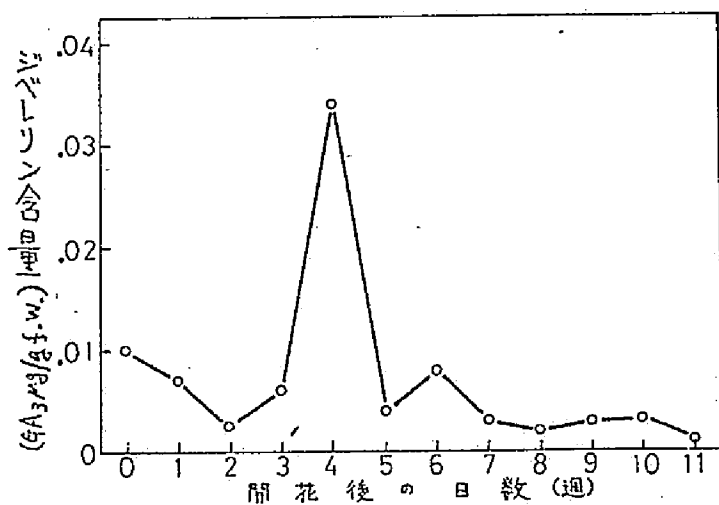
第24図は無核および有核果実中のジベレリン活性のヒストグラムを示したものである。無核果実では、ジベレリンの活性はいずれの時期でも、 R_f 0.4~0.6のみに認められたが、有核果実では R_f 0.2, R_f 0.4~0.6 および R_f 0.7~0.8に活性がみられ、第Ⅰ期では R_f 0.2の活性が強く、それ以降では R_f 0.4~0.6の活性が強かった。



第24図 テラウエアブドウ果実中のジベレリン活性のヒストグラム
(果肉2g相当)



第25図 無核デラウェア果実中のジベレリン様物質の消長 (矢印はGA₃の開花後処理日)



第26図 有核デラウェア果実中のジベレリン様物質の消長

第25図および第26図はそれぞれ無核および有核デラウエア果実中のジベレリン様物質の消長を示したものである。無核果実では、開花期にはほとんどジベレリンの活性は認められないうが、果実肥大の目的で行なったジベレリン(GA_3 , 100ppm)の開花後処理の直後から約1週間は、果実中のジベレリン含量は著しく高く、その後は急減して開花後4週目に再びやや高くなることが認められた。しかし、果実の成熟開始期に当たる開花後5週目以降では、ジベレリン活性はほとんど認められなかった。

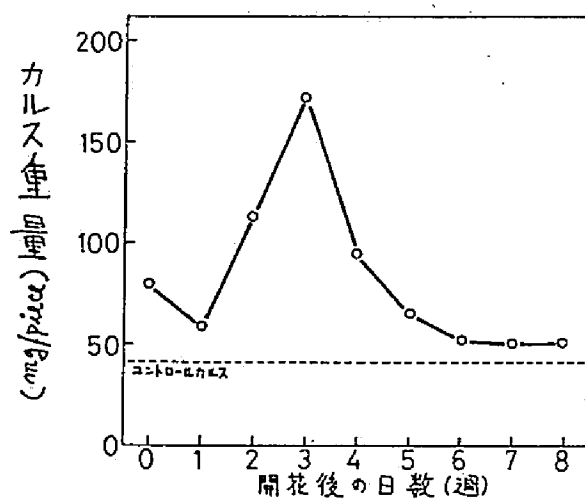
一方、有核果実ではジベレリン活性は開花期にやや高く、その後減少するが、開花後4週目になると著しく高くなり、それ以後は再び減少して、成熟開始期に当たる開花後7週目以降では、ジベレリン活性はほとんど認められなかった。

第2節 内生サイトカイニンの消長

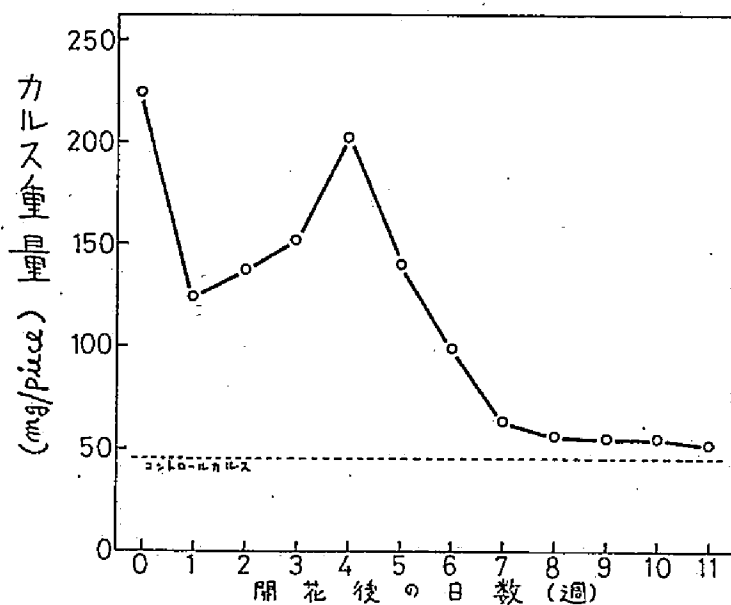
無核および有核デラウエアを用い、果実の発育に伴う内生サイトカイニン含量の消長を調べることにより、成熟とサイトカイニンの関連性について検討した。

サイトカイニンの抽出は、果実（有核果実では開花後3週目以降は種子を除去）10gを70%エタノールでホモゲナイズし、室温で約1週間行なった。抽出液はアルコールを減圧下で除き、PHを2.8に調節して酢酸エチルで酸性分画を除去した水層をサイトカイニン区分とした。得られたサイトカイニン区分は、培地に対する果実重を10g/lとし、Linamairと Skoog (1965) の方法により、タバコ (Wisconsin NO.38) カルスによる検定を行なった。なお、培地は試験管当たり12mlとし、1区について7本使用し、暗黒下27°Cで35日間培養した。

第27図および第28図はそれぞれ無核および有核デラウエア果実中のサイトカイニン



第27図 無核デラウェア果実中のサイト
カイニン様物質の消長



第28図 有核デラウェア果実中のサイト
カイニン様物質の消長

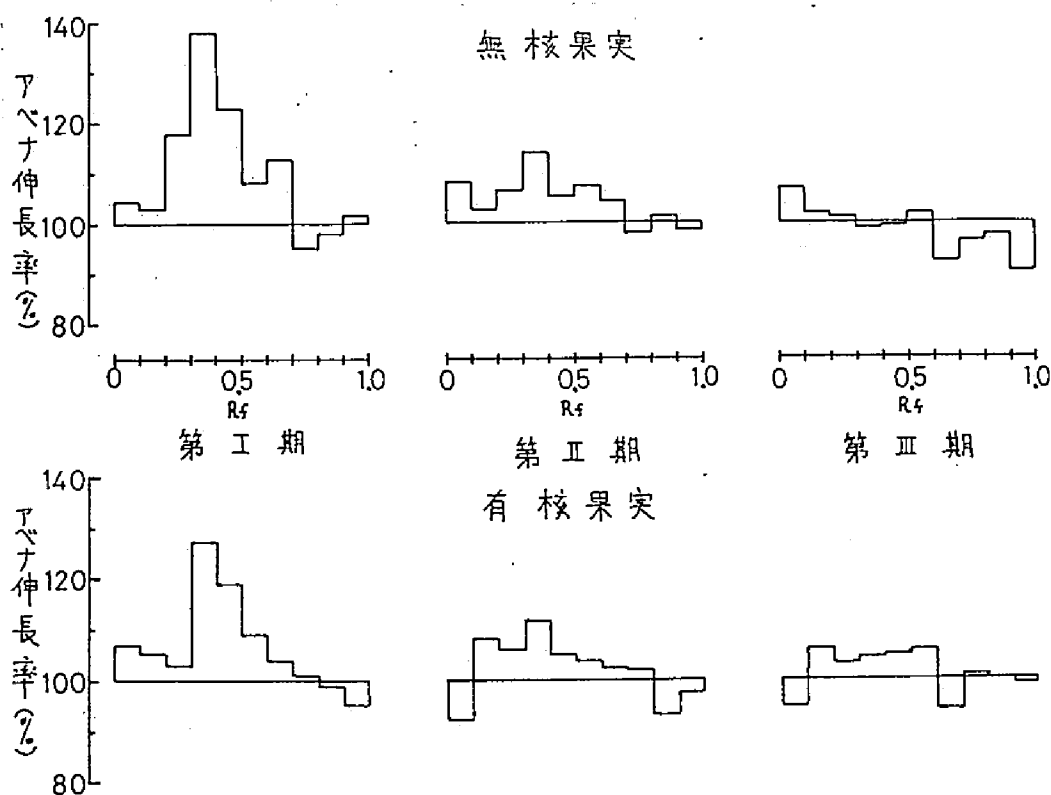
様物質の消長を示したものである。無核果
実では、開花後1週目まではサイトカイニ
ン活性は低いが、その後増加して開花後3
週目で最高となり、それ以後は再び減少し
て成熟開始期以降では、サイトカイニン活
性はほとんど認められなかった。

一方、有核果実ではサイトカイニン活性
は開花期に最も高く、その後減少して開花
後4週目に再び高くなり、それ以後は漸減
して成熟開始期以降では、サイトカイニン
活性はほとんど認められなかった。

第3節 内生オーキシンの消長

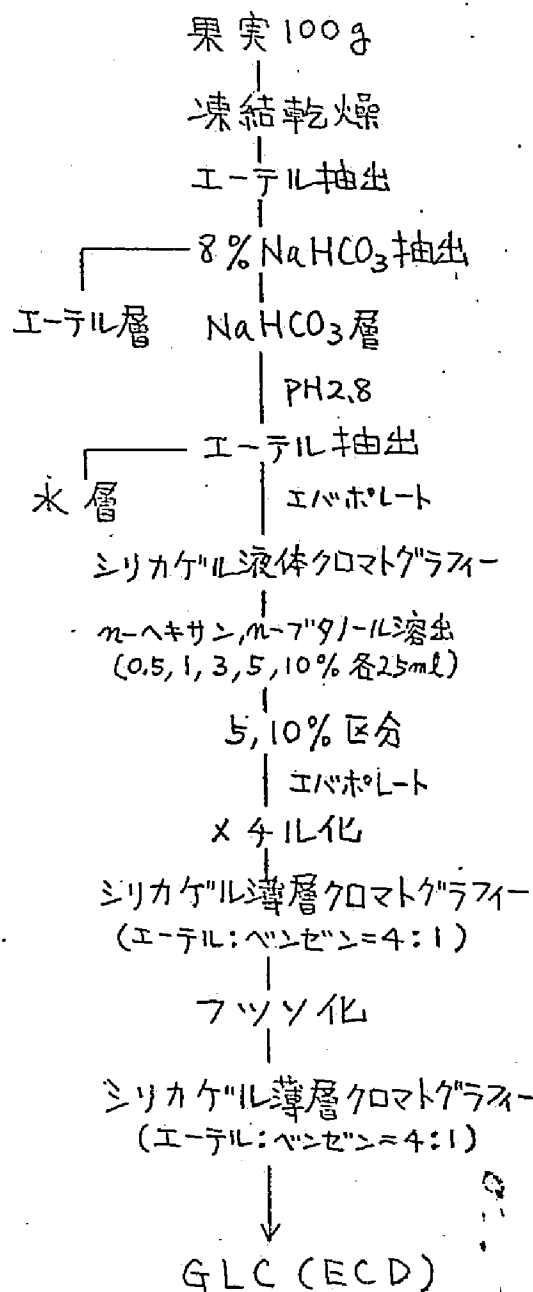
無核および有核デラウエアを用い、果実
の発育に伴う内生オーキシンの消長を調べ
ることにより、成熟とオーキシンの関連性
について検討した。

まず最初に、定法によりアベナ伸長テス
トを行なった結果、第29図に示すように、
果実発育の第Ⅰ期および第Ⅱ期でオーキシ



第29図 デラウェアブドウ果実中のオーキシン活性のヒストグラム
(果実2g相当)

活性が高く、第Ⅲ期ではほとんどその活性はみられなかった。また、オーキシン活性はほとんどがIAAの位置に認められたが、定量はきわめて困難であったので、IAAのみについてGLCにより定量を行なった。すなわち、果実(有核果実では開花後3週目以降は種子を除去)100gを凍結乾燥し、過



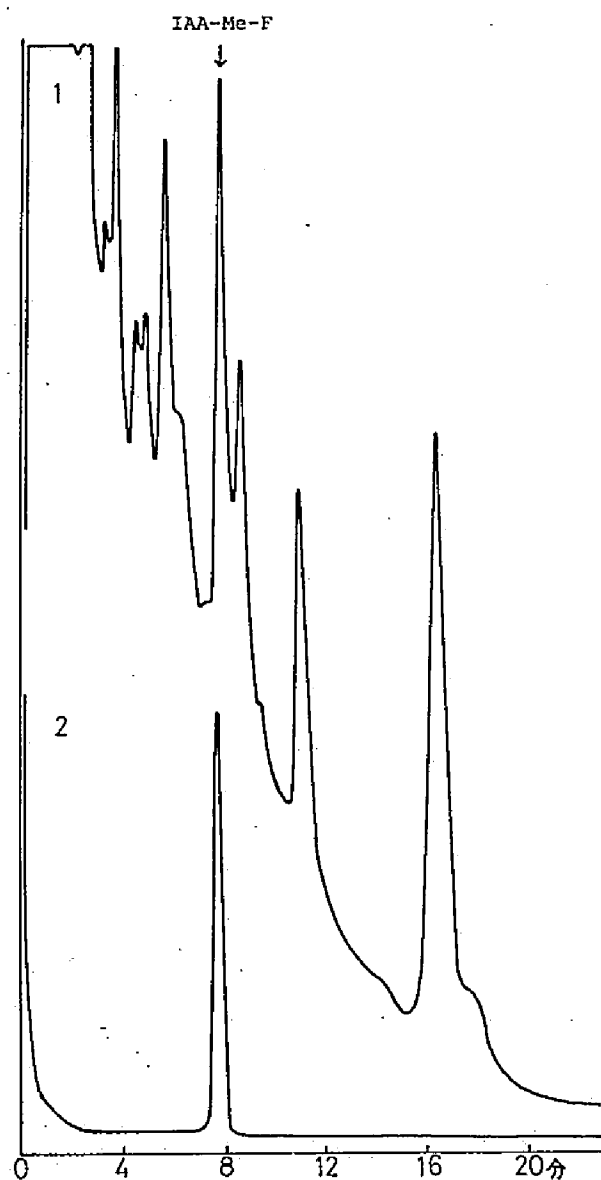
第30図 IAAの抽出ならびに分析方法

酸化物を含まないエーテルで24時間0°C下で抽出後、第30図に示す方法で酸性分画の抽出を行ない、Powell (1960) の方法によりシリカゲル液体クロマトグラフィーを用いて精製した。すなわち、蒸留水で十分デカンテーションした Mallinckrodt 製のシリカゲル 8g を、0.5M の H^+ 酸 5ml で水和し、1.5cm \times 9cm のカラムに *n*-ヘキサン (0.5M H^+ 酸飽和) を用いて充てんし、上述の酸性分画を Powell (1964) の方法により、アセトンと *n*-ヘプタンを用いてカラム上部に添加した。このようにして作製したカラムは、ただちに 0.5, 1, 3, 5 および 10% の *n*-ブタノールを含む *n*-ヘキサン (0.5M H^+ 酸飽和) を順次 25ml ずつ用いて溶出した。その結果、IAA は 5% から 10% 区分にかけて溶出したので、これらの区分を集めて IAA 分画とした。

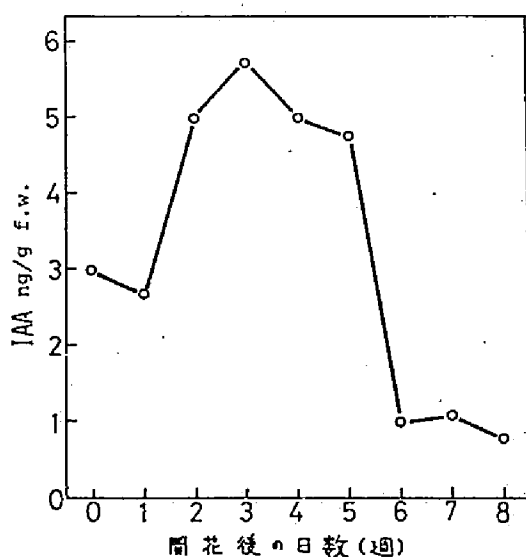
得られた IAA 分画は Lenton と (1971) が行なっている 10% メタノールを含むアセトン中で、Schlenk と (1960) の方法を一部修正してメチル化した。その後、シリカゲル薄層ク

ロマトグラフィー (Merck, シリカゲルプレート F254, 0.5 mm) で分離精製 (エーテル: ベンゼン = 4:1) し, IAA のメチルエステル相当の R_f を酢酸エチルで抽出した。さらに, IAA メチルエステル区分を Lamkin と (1965) の方法でフッソ化し, 再度上述の方法により薄層クロマトグラフィーで精製した。このようにして得た IAA のトリフロロ酢酸エステル (IAA-Me-F) は Brook と (1967) の方法に従って, ECD (⁶³Ni, 10 mCi) をディテクターとする GLC (島津製作所製, GC-4BPFE) を用いて定量した。

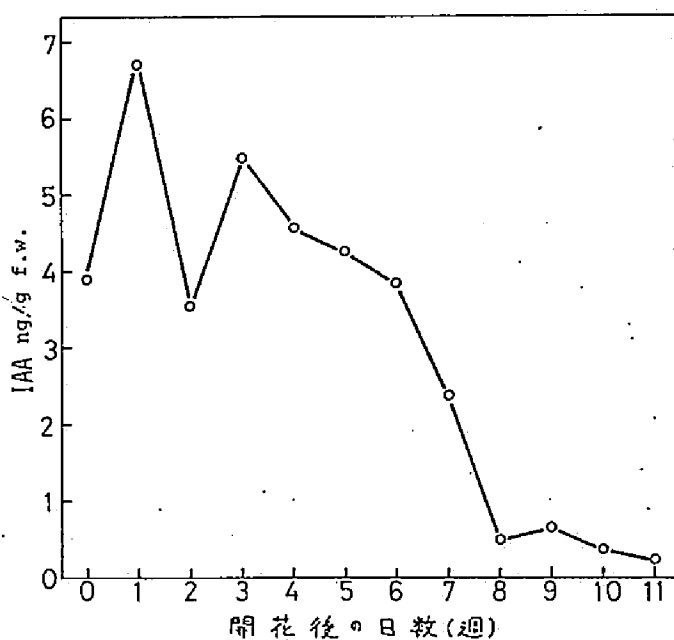
その結果, 第31図はデラウエアブドウ果実の IAA-Me-F のガスクロマトグラムを示したものである。また, カラムの条件を変化させたときの IAA-Me-F の保持時間を, 果実からの抽出物と標品について種々検討した結果, 両者の保持時間が完全に一致したことより, このピークを IAA-Me-F と同定した。なお, IAA-Me-F の最低検出感度は 50 pg であり, 1 ng まではピークの高さは定



第31図 フドウ果実中のIAAのガスクロマトグラム
 10% SE-30 (クロモヨー70W, AW, DMCS),
 3mm x 2m ガラスカラム, N_2 : 60ml/分, 180°C,
 ECD (^{63}Ni , 10mCi), 1:果実, 2:標品



第32図 無核ドラウエア果実中のIAA含量の消長



第33図 有核ドラウエア果実中のIAA含量の消長

量的であった。

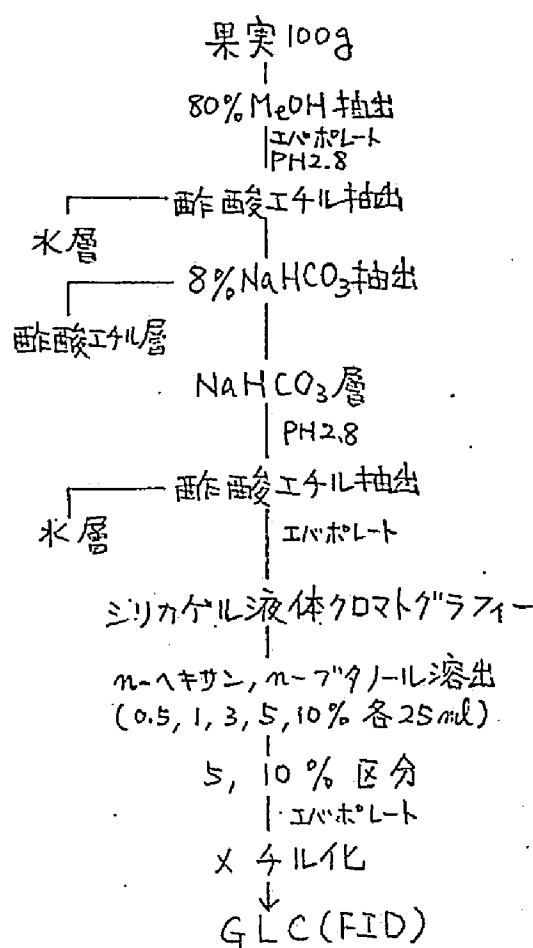
無核および有核デラウエア果実の発育に伴う IAA 含量の消長は、それぞれ第32図および第33図に示したとおりである。無核果実では、開花後1週目までは IAA 含量は一定しているが、その後急に増加して、開花後2週目から5週目まではほとんど変化しなかった。しかし、成熟開始期に当たる開花後5週目を境として、IAA 含量は急減することが認められた。

一方、有核果実の IAA 含量は、開花後1週目で最も高く、その後一度減少するが、開花後3週目に再び高くなり、以後は開花後8週目まで漸減する傾向を示し、成熟開始期以降における含量はきわめて少なかった。

第4節 外生オーキシンの消長

無核デラウエア果実を用い、第3章で述べた方法に従って、成熟開始期前の6月23

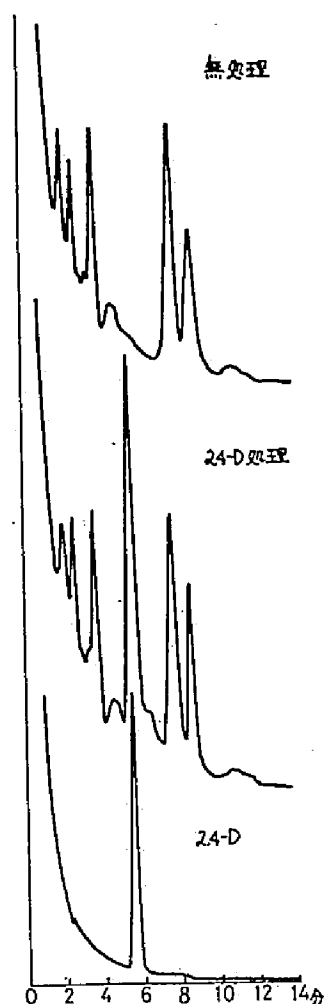
日に、2,4-Dの50ppm溶液を果房に浸漬処理し、翌日より熟期まで果実を採集した。果実は採集後80%エタノールで10分間ずつ3回洗浄し、果面に付着している2,4-Dを除去し、ドライアイス-アルコールで凍結後分析時まで-20℃で貯蔵した。その後、果実100g



第34図 2,4-Dの抽出ならびに分析方法

を80%メタノール中でホモゲナイズし、4℃で24時間抽出した。2,4-Dの分析は第34図に示すように、前節で述べたIAAの定量方法に準じて行なった。

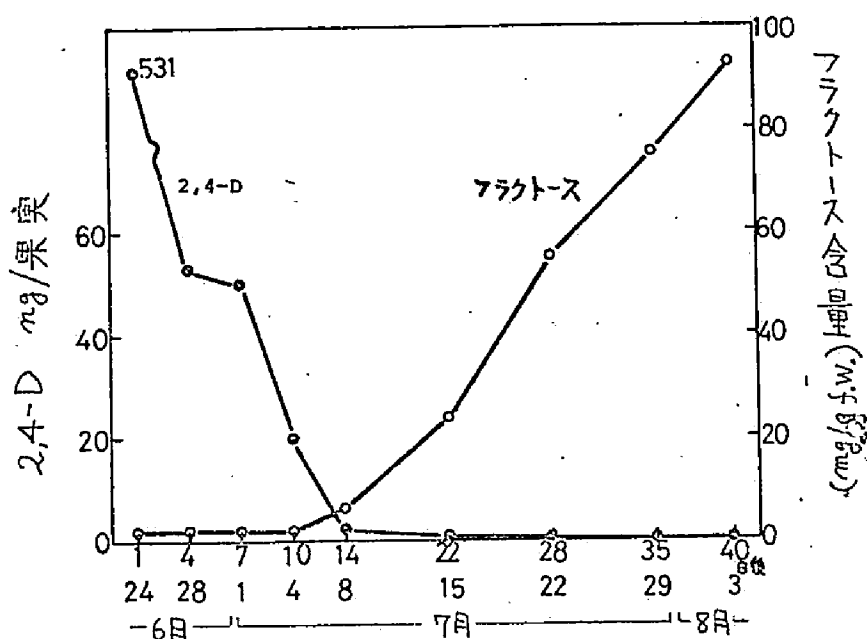
第35図は2,4-D処理1日後のブドウ果実中の2,4-Dのガスクロマトグラムを示したものの



第35図 ブドウ果実中の
2,4-Dのガスクロマトグラム
(2,4-D処理1日後)
10% PGA(クロモソ-7°W),
3mm×2m ガラスカラム,
200°C, N₂: 40ml/分.

である。2,4-D処理果実からの抽出区分において、2,4-D標品と同じ保持時間に大きなピークが認められたが、2,4-D無処理果実においては、2,4-Dに相当する保持時間には、まったくピークがみられなかったもので、このピークを2,4-Dメチルエステルと同定した。なお、2,4-Dの最低検出感度は20mgで、400mgまでピークの高さは定量的であった。

第36図は外生2,4-Dの果実中の消長を、その果実の成熟との関係において示したものの



第36図 無核デラウェア果実中の2,4-D含量の消長と成熟との関係

である。すなわち，果実中の2,4-D含量は処理1日後で最も高く，その後は急速に減少して，処理後14日目にはほとんど消失してしまうことが認められた。この2,4-Dが消失してしまう時期は，2,4-D処理果実の成熟開始期に当たっており，2,4-D処理果実においても，成熟の開始と外生オーキシンの果実内での消失時期とはきわめてよく一致していた。

第5節 考 察

果実の発育に伴う内生ホルモンの消長について，Van Overbeek (1962)はブドウを例にとり，つぎのように説明している。すなわち，細胞分裂をしている若い果実においては，サイトカイニンとジベレリンが主要な働きをしており，その後果実発育の第Ⅱ期までは，ジベレリンまたはオーキシンの主要な役割を果たしている。しかし，第Ⅱ期から第Ⅲ期にかけて，オーキシンレベルが低下

することが助けとなつて、果実の肥大は主に、糖含量の増加による浸透圧の増大によつて起こるようになると思われると述べている。本実験の結果でも、デラウエアブドウ果実中のこれらの内生ホルモンの消長は、全般的にはこのような考えを裏づけているように思われる。

デラウエアブドウ果実の内生ジベレリン含量の消長についてみると、無核果実では開花後1~2週めが著しく高く、その後は急速に減少して、成熟開始期以降では、ほとんど活性は認められなかった。本実験に用いた無核デラウエア果実は、果実肥大の目的で開花後5日目にジベレリン(GA_3 , 100 ppm)処理を行なっているため、開花後1~2週目のジベレリン含量が著しく高くなっているものと推察される。しかしながら、自然に単為結果をうるブドウ *Seedless Tokay* でも、果実中のジベレリン含量の消長は、本実験における無核デラウエア果実のそれと完全に一致している。すなわち、*Seedless Tokay* では

開花直後に顕著なジベレリンの活性が認められ、その後は急減して開花後1か月目に再びやや高くなり、以後は漸減すると報告されている (Iwahori ら, 1968)。このように、開花直後のジベレリン含量が著しく高いことが、無核デラウエア果実の発育に対して有効に作用しているように思われる。

一方、有核果実では、ジベレリン含量は開花後4週目に著しく高くなるが、その前後では低く、無核果実とはかなり異なった消長を示した。しかし、ジベレリン活性のヒストグラムから考えると、有核果実では発育初期は $R_f 0.2$ の活性が最も強く、それ以後は $R_f 0.4 \sim 0.6$ の活性が強くなることから、有核果実の発育に関与するジベレリンは時期によって種類が異なっていることが推察される。また、オオムキ胚乳テストにおける活性がジベレリンの種類により異なることが考えられ、 $R_f 0.2$ に活性を示すジベレリンについては、今後さらに検討する必要があると思われる。

成熟との関係についてジベレリン含量の消長をみると、無核および有核果実ともに、その活性は果実の若いころに高く、成熟開始期以前に活性が低下することから、デラウェアブドウ果実の成熟とジベレリンとの関連性はほとんどないものと推察される。

無核および有核デラウェア果実中のジベレリン含量の消長については、Iwata (1969) によつてすでに報告されており、両果実とも、ジベレリン含量は果実発育の初期に高く、その後は熟期まで漸減すると述べている。さらに、有核果実のほうが無核果実よりもジベレリン含量は全般的に高く、また果実肥大を目的としたジベレリンの開花後処理の有無によつて、果実中のジベレリン含量はほとんど差異がないと述べている。この結果は、本実験の結果とはかなり異なつてはいるが、成熟期になるとジベレリンの活性はほとんどみられなくなる点では一致している。

ブドウ果実の発育に伴う内生サイトカイ

の消長については、これまでにまったく報告されていない。しかし、バナナ (Steward, 1954), スモモ (Letham, 1963), アボカド (Gazit, 1970), レモン (Kalifa S, 1966), モモ (Lavee, 1963, Powell, 1964) およびカキ (傍島 S, 1974) についての報告によると、果実および種子中のサイトカイニン活性は発育初期に高く、果実の発育につれて減少するように思われる。

本実験においても、無核および有核アウエア果実中のサイトカイニン活性は開花後 3~4 週目でピークを示し、その後は急減して成熟開始期以降ではほとんど活性が認められなかった。一般に、種子中にはサイトカイニンが多く存在することはよく知られている (Skroog S, 1970) が、種子がサイトカイニンを生産していることの証明はみられない。Weaver (1972) は、種子が存在すると果実の肥大や着果が促進されるのは、種子から果肉へホルモンが供給されるからではなく、種子中にはホルモンが豊富に存在す

るため、果実が養水分を他の部位から"sink"する力が強くなるためではないかと述べている。一方、サイトカイニンは根で生産されていることも示唆されており (Skoog 3, 1970), 事実ブドウの滲出液中には、サイトカイニン様物質が豊富に存在することが報告されている (Skene, 1970)。したがって、種子が存在しない無核デラウェア果実でも、サイトカイニン活性は有核デラウェア果実と同様の消長を示したことは、単為結果を誘起する目的で処理したジベレリンにより、果実の"sink"する力が強くなり、そのために樹液中のサイトカイニン様物質が果実へ取り込まれたためではないかと考えられる。すなわち、無核デラウェア果実では、果実中のジベレリン含量の増加に続いて、サイトカイニン活性の増加がみられ、このこともデラウェアブドウ果実の単為結果の誘起によって、有効に作用しているものと推察される。

一方、成熟との関係については、無核お

よむ有核果実ともにサイトカイニン活性は、果実発育の初期にピークを示し、成熟開始期以前にかなり活性が低下してしまうことかゝる、デラウエアブドウ果実の成熟とサイトカイニンの関連性はほとんどないものと推察される。

デラウエアブドウ果実中の IAA 含量の消長をみると、無核果実では開花後 2 週目から 5 週目まではその含量は高く、その後成熟開始期を境として急減する傾向を示したか、有核果実では開花後 3 週目以降は漸減する傾向を示した。このように、両果実ともに成熟開始期以降においては、IAA 含量はきわめて少ないことは共通して認められたが、有核果実は無核果実に比べると、その減少割合は緩慢であり、このことが有核果実では外生ホルモンに対する反応が無核果実ほどには明瞭に現われない原因であるように思われる。

ブドウ果実の発育に伴う内生オーキシンの消長については、Nitecki (1960) は Concord

を用いて、また Coombe (1960) は Muscat of Alexandria および Sultanina を用いて報告しているが、いずれも成熟開始期以降では、オーキシン含量は低下すると述べている。また、無核および有核テラウエア果実中のオーキシン含量の消長については、Itô (1969) は無核果実では開花後30日目に、また有核果実では開花後40日目に含量が最高となり、それ以降は両果実ともに漸減すると述べている。この結果は本実験の結果と多少異なっているように思われるが、果実が成熟するにしたがって、オーキシン含量が低下する点では一致している。

このように、いずれの報告においても、本実験の結果と同様に、アドウ果実では成熟開始期以降におけるオーキシン含量の低下が認められており、さらに第3章で述べたように、オーキシン処理は顕著な成熟抑制効果を示すことから考えると、テラウエアアドウ果実の成熟にとって、内生オーキシンレベルの低下はきわめて重要であると

思われる。

2,4-D処理により成熟を遅延させた果実中の2,4-D含量の消長をみると、処理後1日目か最も高く、その後急速に減少して、処理後14日目にはほとんど消失することが認められた。この時期は2,4-D処理果実の成熟開始期に相当し、オーキシン処理果実においても、果実の成熟開始と外生オーキシンの果実内での消失時期とは完全に一致していた。

以上のように、デラウエアブドウ果実中の内生生長促進物質のうちでは、ジベレリンやサイトカイニンは、果実の成熟とあまり関連性がみられないが、オーキシンレベルの低下と果実の成熟との間には、きわめて密接な関係があるように思われた。

第6節 摘 要

1) デラウエアブドウ果実の成熟と内生ジベレリン、サイトカイニンおよびオーキシ

この消長ならびに外生オーキシンの消長との関係について検討した。

2) ジベレリン含量は無核果実では、開花後1週目が、有核果実では開花後4週目が最も高く、両果実ともにその後は減少して、成熟開始期以降ではほとんど活性は認められなかった。

3) サイトカイニン含量は無核果実では、開花後3週目が、有核果実では開花後4週目が最も高く、両果実ともにその後は減少して、成熟開始期以降ではほとんど活性は認められなかった。

4) 無核および有核果実ともに、IAA 含量は果実の発育初期に高く、無核果実では成熟開始期を境にして急減したが、有核果実では開花後3週目から熟期まで漸減する傾向を示した。

5) 2,4-D処理果実の成熟開始期と果実中の2,4-D含量の消失時期とは完全に一致していた。

6) 以上のことから、デラウェアブドウ果

実の成熟にとっては、内生生長促進物質の低下は重要であるが、そのなかでもオーキシンのレベルの低下は、果実の成熟と密接な関係があるように思われた。

第5章 果実の成熟とアブサイシン酸

前章までの結果から、デラウェアブドウ果実の成熟にとっては、オーキシン、ジベレリンおよびサイトカイニンなどの内生植物生長促進物質の低下が必要であり、そのなかでもとくにオーキシンが主要な抑制因子として作用しているように思われた。したがって、ここではこれらの生長促進物質に拮抗的に作用する内生の抑制物質、とくにアブサイシン酸 (ABA) が成熟に対し、促進的に働くのではないかと考えて実験を行なった。

一般に、植物組織の老化には ABA が大きく関与しているとされており (Addicott & Lyon, 1969, Sacher, 1973, Milbarrow, 1974), さらに果実の成熟も植物生理学的には老化現象である (Sacher, 1973) とする考えが多く、事実 Rudnicki は (1968a, b, 1970, 1971) はリンゴ, ナシ, イチゴについて, Coombe は (1973) と Düring (1973) はブドウについて, さらに

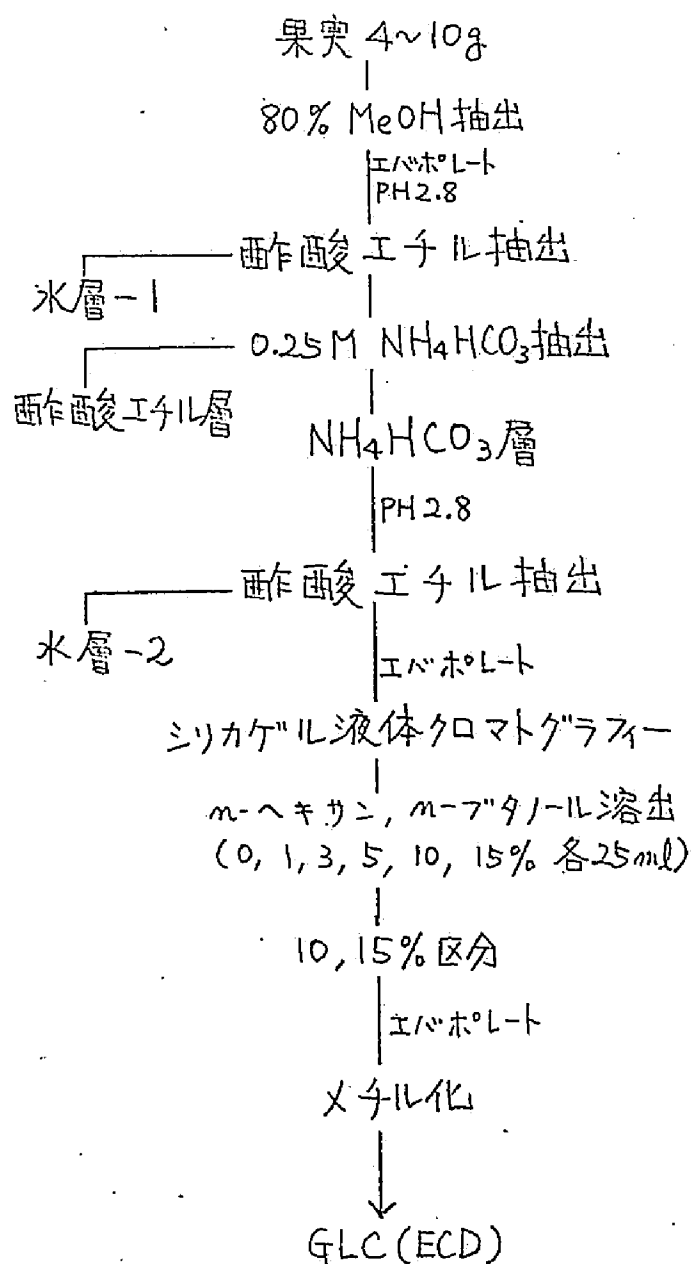
Goldschmidt ら(1973)はオレングジについて、果実の成熟過程において ABA 含量が著しく増加することを報告している。

本章では、以上のような研究の実情にかんがみて、デラウエアブドウ果実の成熟と ABA との関連性を、内生および外生面から検討した結果について述べる。

第1節 内生アブサイシン酸の消長

果実の成熟と内生 ABA との関係を知る目的で、無核デラウエア果実(熟期: 7月20日)、有核デラウエア果実(熟期: 8月18日)および第3章で述べた方法により無核デラウエアに 2,4-D を処理した果実(熟期: 8月5日)を用い、果実の発育に伴う内生 ABA 含量の消長を調べた。

遊離の ABA の抽出は第37図に示す方法を用い、第4章で述べた 2,4-D の精製方法に準じて GLC(ECD)により定量した。また、結合型の ABA の定量は、第37図の水層-1を

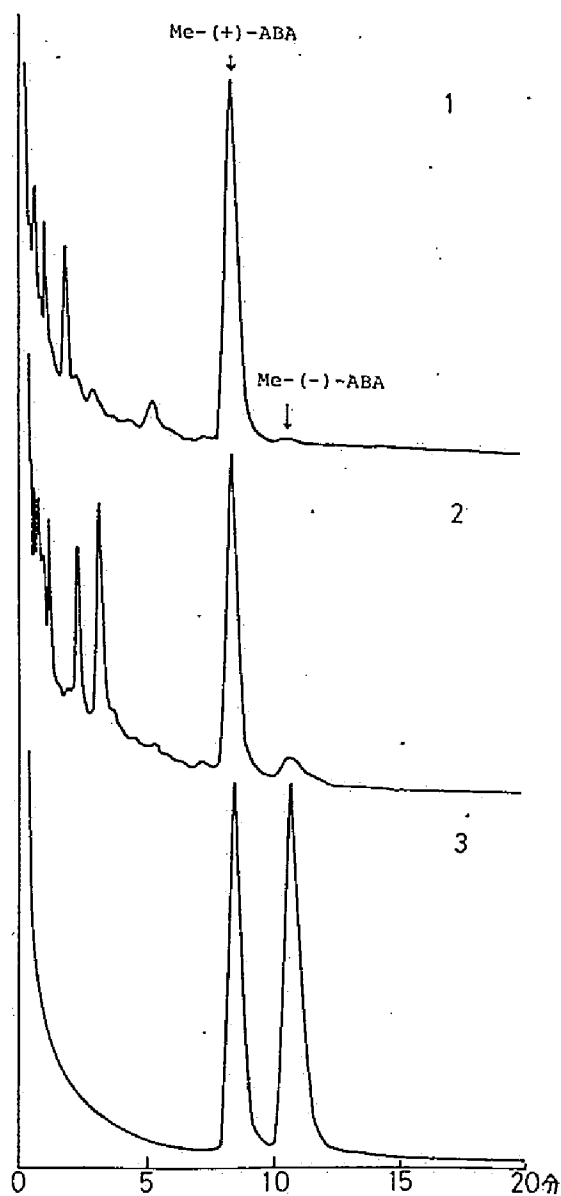


第 37 図 ABA の抽出ならびに分析方法

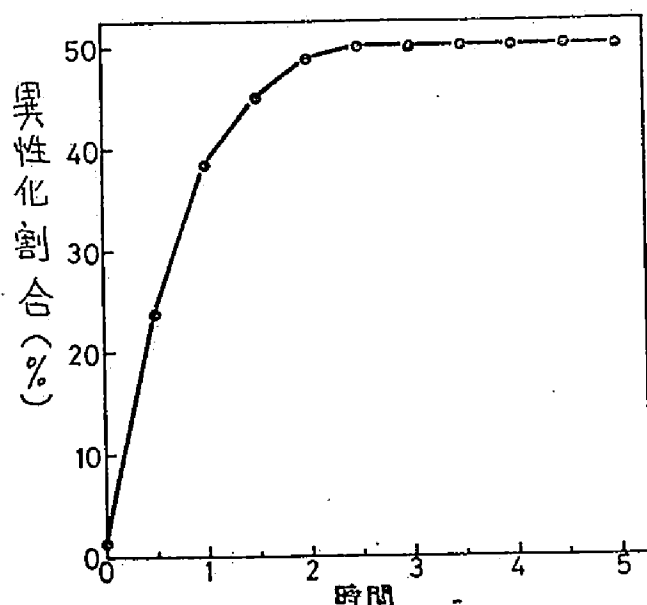
Koshimizu ら (1968) の方法により, NaOH で PH11.0 とし, 60°C で 1 時間加水分解後 PH2.8 としたものを遊離の ABA と同様にして分析した。なお, 有核果実では開花後 3 週目以降は, 種子を除去した。

ABA の同定は, カラム条件の変化に対する保持時間の関係ならびに Lenton ら (1971) の方法による紫外線照射に対する異性化割合の経時的变化を調べることにより行なった。

第 38 図はブドウ果実から抽出した遊離および結合型の ABA のガスクロマトグラムを示したものである。また, 第 39 図は紫外線照射による (+)-ABA の (-)-ABA への異性化割合の経時的变化を示したものである。GLC におけるブドウ果実からの (+)-ABA および (-)-ABA の保持時間が (+)-ABA のそれと完全に一致すること, また紫外線照射による異性化割合も (+)-ABA と (-)-ABA が最終的に 50% となり, ABA の特徴が確認されたので, このピークをブドウ果実中の ABA と同定した。な



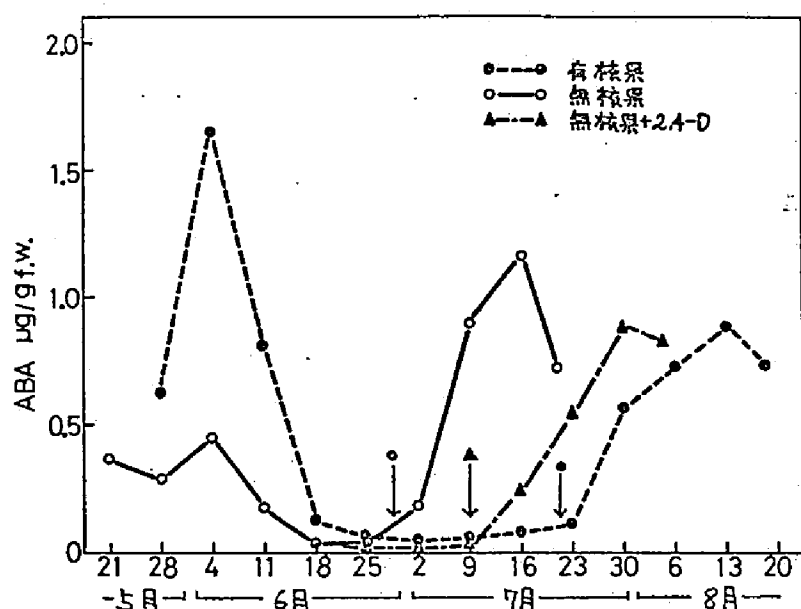
第38図 フドウ果実中のABAのガスクロマトグラム
 10% SE-30 (クロモソー70W, AW, DMCS), 3mm×2m
 ガラスカラム, 温度: 220°C, N₂: 40ml/分,
 ECD (⁶³Ni, 10mCi), 1:遊離型区分,
 2:結合型区分, 3:標品 [(±)-ABA]



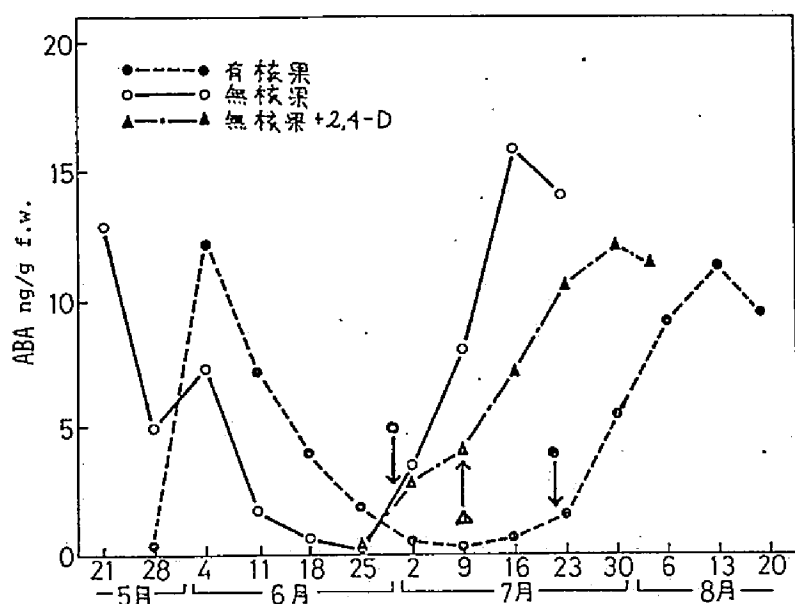
第39図 フドウ果実のABAの紫外線照射による異性化割合の経時的变化

お、用いたGLCにおけるABAの最低検出感度は50 pgであり、1 ngまではピークの高さは定量的であった。

果実の発育に伴う遊離のABAの消長は、第40図に示すとおりである。無核および有核果実ともに開花後1, 2週目にABA含量が増加し、その後急速に減少して成熟開始期まではきわめて低いことが認められた。しかし、無核および有核果実、さらに2,4-D



第40図 テラウエアブドウ果実中の遊離型ABA
含量の消長 (矢印はそれぞれの果実の成熟開始期を示す)



第41図 テラウエアブドウ果実中の結合型ABA
含量の消長 (矢印はそれぞれの果実の成熟開始期を示す)

により成熟を遅延させた無核果実とともに、それぞれの成熟開始期を過ぎると急速にABA含量が増加し始め、熟期の少し前で最高となる傾向が認められた。

一方、第41図は果実の発育に伴う結合型のABA含量の消長を示したものであり、遊離のABAに比べると、その含量は $\frac{1}{100}$ 程度であったが、全体としての傾向は遊離のABAとほぼ同じであった。

このように、デラウェア果実中のABA含量は成熟開始期を境として急増し、成熟の進行とABA含量の増加パターンとはきわめてよく一致していた。

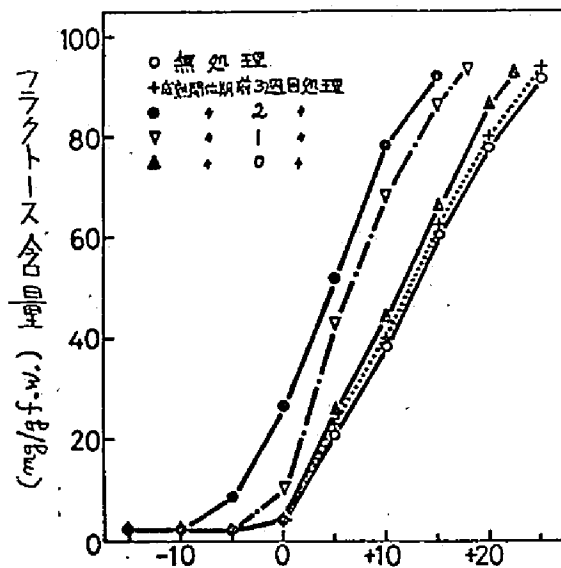
第2節 アブサイシン酸処理が果実の成熟に及ぼす影響

前節の調査結果にみられるように、デラウェア果実の成熟と内生ABA含量の増加との間には密接な関係が認められたので、ここでは実際にABAを果房に処理し、果実の

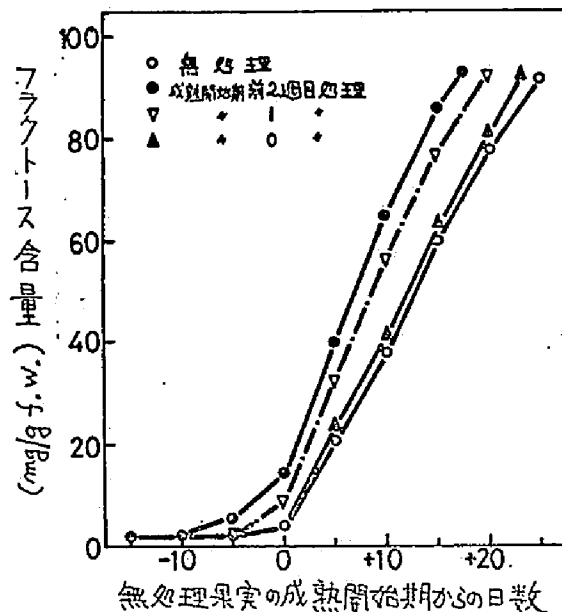
成熟におよぼす影響について調査した。

供試材料としては、無核および有核デラウェアを用い、成熟開始期の3週間前、2週間前、1週間前および成熟開始期に、合成の(±)-ABAを果房に浸漬処理した。処理は1回だけのものから5日間毎日同一の果房に反復するものまで設け、濃度は1000および500 ppmとして、これまでと同様すべて70%エタノール溶液(ツイン20, 0.05%加用)を用いた。また、成熟の指標としては、主にフラクトース含量の消長を用い、リンゴ酸含量の消長も一部用いた。

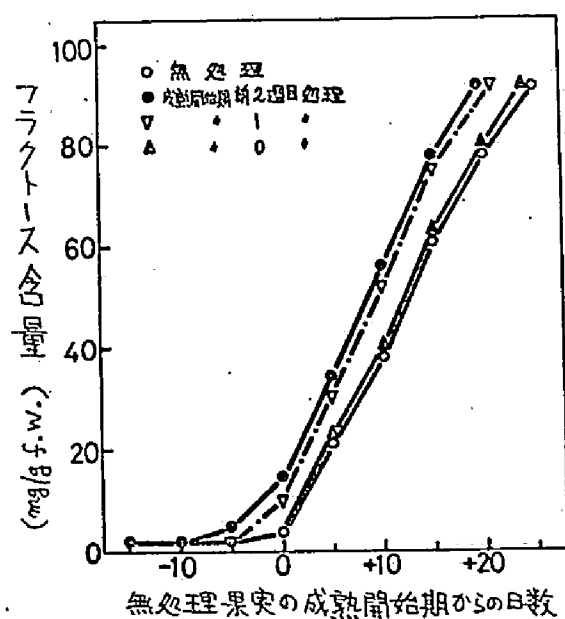
無核デラウェア果実の成熟におよぼすABA処理の影響をフラクトース含量の消長よりみると、第42図、第43図および第44図に示すとおりである。すなわち、1000 ppmのABAを5日間連続処理したものについてみると、成熟開始期の3週間前処理ではまったく効果は認められなかったが、2週間前処理では約10日、1週間前処理では約7日、成熟開始期処理では約5日無処理果実より



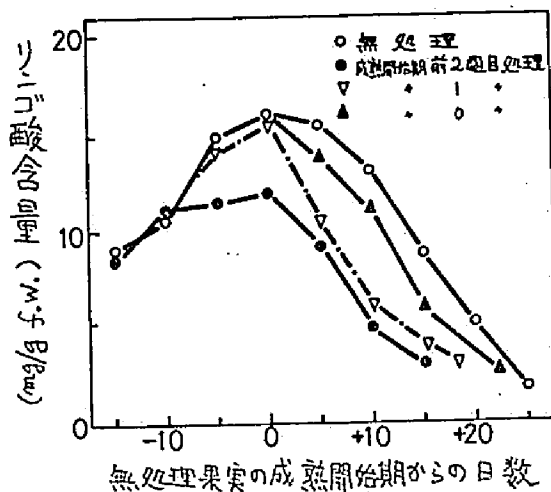
無処理果実の成熟開始期からの日数
第42図 ABA (1000ppm, 5日間) が
無核デラウェア果実の成熟に及ぼす影響



無処理果実の成熟開始期からの日数
第43図 ABA処理 (1000ppm, 1回) が
無核デラウェア果実の成熟に及ぼす影響



第44図 ABA処理(500ppm, 1回)が
無核デラウェア果実の成熟に及ぼす影響



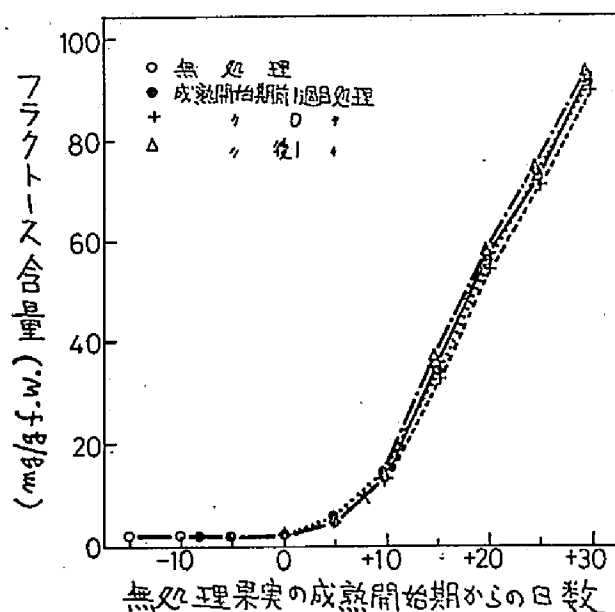
第45図 ABA処理(1000ppm, 5日間)が
無核デラウェア果実のリンゴ酸含量に及ぼす影響

も成熟が促進された。1000 ppm ABA を 1 回だけ処理したものでは、5 日間連続処理したものよりは、成熟の促進効果は若干劣っていたが、成熟開始期の 2 週間前処理で約 7 日、1 週間前処理で約 5 日熟期が促進された。また、500 ppm ABA を 1 回だけ処理したものでも、無処理果実よりは明らかに成熟が促進されることが認められた。さらに、ABA 処理は単に熟期そのものを促進するだけではなく、成熟の開始期も促進する作用があり、果実の成熟過程全体を促進することが認められた。

一方、これら ABA 処理による成熟促進効果をリンゴ酸含量の消長よりみると第 45 図に示すようであり、成熟開始期の 2 週間前処理では、リンゴ酸含量の増加が著しく抑制された。しかし、成熟開始期の 1 週間前および成熟開始期における ABA 処理では、リンゴ酸含量が最高になる時期は無処理果実と変わりなく、その後の減少速度のみが促進されていた。



第46図 無処理果実の着色開始期(7月10日)におけるABA処理果房の着色状態(無核デラウェア, 上:果房の下半分のみ処理, 下:果房全体を処理, 数字は処理の月/日を示す)



第47図 ABA処理(1000ppm, 5日間)が有核テラウエア果実の成熟に及ぼす影響

このように、ABAによる成熟の促進効果は、成熟開始期の2週間前処理で最も大きく認められたが、この時期の処理では果房内に成熟が促進されない果実が多数混在し、また果径も小さいまま成熟するものが多くみられた。しかしながら、成熟開始期の1週間前以後の処理においてはそのようなことはなく、果房内の果実はほぼ均一に成熟が促進された。第46図はこのようなABA処

理による成熟の促進状況を無処理果房の着色開始期（7月10日）において比較したものである。

一方、第47図は有核デラウェア果実の成熟におよぼす ABA 処理の影響について示したものである。有核果実では、1000ppm ABA を5日間連続処理したもののでも、成熟に対してはまったく影響が認められなかった。

第3節 考 察

ABA の生理作用については、Addicott と Lyon (1969) および Milborrow (1974) によって詳しく述べられており、いずれも植物組織が老化または休眠状態に入ると必ず内生 ABA が増加すると述べている。

老化の定義については、研究者によって必ずしも一定しないが、果実の成熟を老化と考える点においてはほぼ一致しているように思われる (Dilley, 1969, Sacher, 1973, Milborrow, 1974)。

デラウェアアブドウ果実の内生 ABA 含量の消長をみると、無核果実では開花後2週目にやや高くなり、その後は減少するが、成熟開始期を境として急増することが認められた。有核果実では、ABA 含量は開花後1週目で著しく高く、その後は減少してほとんど消失してしまうが、成熟開始期以降は再び急増することが認められた。さらに、2,4-D処理により成熟を遅延させた果実でも、その果実の成熟開始期を過ぎると、ABA 含量は急速に増加することが認められ、デラウェアアブドウ果実の成熟と内生 ABA 含量の増加とは密接に関係しているものと推察される。Davis & (1972) は79果実について、内生 ABA 含量の消長を調べており、それによると果実の発育初期に比較的多く、その後は減少するが、発育後期に再び増加する。この結果は、本実験における結果と一致した傾向を示している。また、果実の成熟と内生 ABA との関係については、Rudnicki & (1968a, b, 1970, 1971) はリンゴ、ナシ、イチゴ

を用いて, Wang 氏 (1972) はナシについて, Goldschmidt 氏 (1973) はオレングシについて, さらに Düring (1973) と Coombe 氏 (1973) はブドウについて報告しているが, いずれの果実でも成熟とともに, 内生 ABA 含量が急速に増加するとされている。

一方, ABA には (+)-ABA (2-cis-4-trans ABA または S-ABA) と (-)-ABA (2-trans-4-trans ABA または R-ABA) の2つの光学異性体が存在し, 植物体中に存在する ABA は大部分が (+)-ABA であるといわれている (Milborrow, 1974)。本実験においても, デラウエア果実中の ABA は GLC の結果から考えると, (+)-ABA が大部分であると思われる。また, 内生 ABA には遊離のものと結合型 (Abscisyl- β -D-glucopyranoside) とが存在し (Addicott & Lyon, 1969, Milborrow, 1974); 結合型の ABA は貯蔵形態であり, 活性型は遊離の ABA であるといわれている (Milborrow, 1974)。事実, モモ種子では発芽に伴って, 遊離の ABA が減少し, それと対称的に結合型 ABA が増加することが知

られている (Diaz *et al.*, 1972)。しかし、本実験においては、両者とも同様の消長を示し、また結合型 ABA は遊離の ABA に比べて $1/100$ 程度しか存在しなかったことから、必ずしも結合型 ABA が貯蔵形態であるとは考えられなかった。このことは、Goldschmidt *et al.* (1973) もオレンジ果実で認めており、オレンジでは成熟に伴って結合型 ABA のほうが多くなるという。

いずれにしても、デラウェアブドウ果実では、成熟開始期を過ぎると、成熟の進行とともに内生 ABA が急速に増加することは明らかであり、第 2 章で述べたように、エチレンはブドウ果実の成熟には、ほとんど関与していないことを考え合わせると、ブドウ果実の成熟にとっては、ABA が促進因子として作用している可能性が推察される。

このことを確かめるために、実際にデラウェアブドウ果実に ABA を処理したところ、無核果実では明らかに成熟が促進されることが認められた。この ABA による成熟の促

進作用は成熟開始期の3週間前ではまったく認められず、2週間前では果房内に成熟が促進されない果実が多く混在することから考えると、無核デラウエア果実では、成熟開始期の1週間前になると、成熟に対する条件が完全に整うように思われる。さらに、第3章で述べたように、この時期のオーキシン処理は果実の成熟を最も顕著に抑制したことから考えて、ブドウ果実の成熟にとっては成熟開始期の直前はきわめて重要な時期に当たっているように思われる。果実の成熟促進を目的としたABA処理に関する報告は少なく、Cooperら(1968)はオレングジについて、またSmock(1972)はリンゴについて報告しているが、いずれも成熟を促進することはできなかったと述べている。

一方、有核デラウエア果実では、ABA処理による成熟促進作用はまったく認められなかった。しかし、HaleとCoombe(1974)は有核ブドウであるShirazとDoradilloを用い、ABA処理が果実の成熟を促進することを報

告してあり、本実験の結果と著しく異なっている。この相違は、第4章で述べたように、有核デラウェア果実のオーキシン含量の減少速度が無核デラウェア果実ほどには急速でないことに起因しているようにも考えられるが、Shiraz ならびに Doradillo 果実のオーキシン含量の消長についての報告はみられないので、この点については判然としなかった。また、有核デラウェア果実の果梗ならびに果軸は、無核デラウェア果実に比べて、細くかつ短いため、これらの部位からの ABA の吸収が、有核デラウェアでは劣っていることが考えられる。この点について、Hale と Coombe (1974) はブドウ Shiraz では果軸に糸を通すことによつて、また Doradillo では葉面散布によつて ABA を処理する方法を用いている。そのために、これらの有核ブドウでも、ABA が果実によく吸収され、成熟の促進効果が現われたのではないかと考えられる。さらに、有核デラウェア果実でも無核デラウェア果実と同

様に、成熟開始期を境として内生 ABA 含量が急増することが認められ、また Donadillo 果実の内生 ABA 含量の消長もまったく同様であると報告されている (Coombe ら, 1973)。したがって、これらの点を総合して考えると、有核デラウエア果実においても、成熟に対する ABA の作用性は本質的には無核デラウエア果実と同じであるうと推察されるが、このことについては今後の検討を要するものと思われる。

第4節 摘 要

- 1) デラウエアブドウ果実の成熟と ABA との関連性を内生および外生面から検討した。
- 2) 無核および有核果実の内生 ABA 含量は、成熟開始期を境にして急増することが認められた。この傾向は、24-D 処理により成熟を遅延させた果実においても、まったく同様に認められた。
- 3) ABA 処理は、無核果実では成熟開始期

の2週間前以後において明らかに成熟を促進したが、有核果実ではまったく効果は認められなかった。

4) 以上のことから、ABAは無核デラウエア果実では、成熟促進因子として作用していることが推察されたが、有核デラウエア果実については、なお検討を要するものと思われた。

総 合 考 察

近年、わが国では施設栽培の普及により、ブドウにおいても熟期の調節が比較的容易に行なえるようになってきているが、それらは温度を制御することによって、ブドウ樹体の生育周期を変化させるものであり、この方法で果実の成熟だけを調節することは困難であるように思われる。したがって、ブドウ果実の成熟を生長調節物質の利用により、人為的に調節することが可能になれば、栽培上さらに有益であると考えられる。そのためには、ブドウ果実の成熟に関する要因の一つと考えられる植物ホルモンの作用性について詳しく知る必要があると思われる。このような考えに基づき、わが国のブドウ栽培における主要品種の一つであるデラウェアを供試して、果実の成熟と植物ホルモンとの関係について検討した。

果実の発育と植物ホルモンとの関係については、これまで多くの研究報告がみら

れるが、成熟との関係についてはエチレンを除くと比較的乏しいように思われる。エチレンは、いわゆる果実の成熟ホルモンとされており、その意味でデラウエアブドウ果実の成熟とエチレンとの関係を明らかにするため、果実の発育に伴うエチレン発生量ならびに CEPA 処理が成熟におよぼす影響について調べたところ、エチレン発生量は熟期においてもわずかに増加せず、また CEPA 処理も成熟を促進することはなかった。しかしながら、ブドウにおいてもエチレンまたは CEPA 処理が果実の成熟をわずかながら促進したという報告 (Hale 3, 1970) もあり、これらのことを考えると、デラウエアブドウ果実の成熟に対してはエチレンはまったく関与していないとはいえないまでも、他の果実ほど積極的な役割は果たしていないように思われる。

一方、デラウエアブドウ果実の成熟とオーキシニン、ジベレリンならびにサイトカイニンとの関係を明らかにするため、これら

の植物ホルモンを外生的に処理し、成熟におよぼす影響について調査したところ、オーキシンはきわめて顕著な成熟抑制効果を示し、しかもオーキシンとしての作用性の強いものほど、その効果は強いように思われた。しかしながら、ジベレリンならびにサイトカイニンは、かなり高濃度の処理を行なったにもかかわらず、果実発育の第Ⅱ期においてのみ、無核デラウエア果実の成熟をわずかに抑制しただけであり、その他の時期の処理や有核デラウエア果実では、まったく効果は認められなかった。このことは、一般に果実中のジベレリンやサイトカイニンの活性は、ごく若いころにピークを示し、その後オーキシンの活性のピークが現われるとされている (Van Overbeek, 1962) こととよく一致している。すなわち、これらの植物ホルモンは着果、細胞分裂ならびに細胞肥大など、果実の初期発育にはきわめて重要な役割を果たしていると思われるが、デラウエアブドウ果実の成熟に対して

は、ジベレリンやサイトカイニンはほとんど関与せず、オーキシンは抑制的に作用していると考えられる。

そこで、このことをさらに詳しく調べるために、無核および有核デラウエア果実の発育に伴う内生のジベレリン、サイトカイニンおよびオーキシン含量の消長を調べた。無核デラウエア果実では、ジベレリンおよびサイトカイニンの活性は発育初期において高く、その後は急速に減少し成熟開始期前には低下することが認められた。これに対して、IAA含量は開花後2週目から成熟開始期までは高いが、成熟開始期を境として急減する傾向を示した。すなわち、無核デラウエア果実では、ジベレリンやサイトカイニンの活性はIAAよりも時期的に早く低下し、また成熟開始期以降ではこれらの内生生長促進物質はほとんど存在しないことが認められた。さらに、これらの植物ホルモン処理のうちでは、オーキシンのみが成熟を顕著に抑制したことから、無核デラ

ウエア果実の成熟にとっては、内生ホルモンレベルからみても、オーキシン含量の低下が最も重要な要因になっていることが推察される。このことをさらに確かめるために、2,4-D処理により成熟を遅延させた果実中の2,4-D含量の消長と、その果実の成熟との関係について調べたところ、果実中の2,4-D含量の消失時期とその果実の成熟開始期とは完全に一致していた。このようなことから考えて、無核デラウエア果実の成熟の開始にとっては、オーキシンレベルの低下が前提条件になっているものと推察される。

一方、有核デラウエア果実についてみると、内生生長促進物質の消長は成熟開始期以前では、無核デラウエア果実と本質的な相違は認められなかったが、IAA含量の減少速度は無核デラウエア果実ほど急激ではなく、熟期まで漸減する傾向を示した。しかし、有核デラウエア果実でも、これらの植物ホルモン処理のなかで、オーキシンの

みが顕著な成熟抑制作用を示したことを考えると、無核デラウエア果実と同様に、成熟の開始にとってはオーキシンレベルの低下が必要であるように思われる。

このように、オーキシンがデラウエアブドウ果実の成熟に対しては抑制的に作用している可能性が推察されたので、つぎにオーキシンと拮抗的に働く内生の生長抑制物質について検討した。

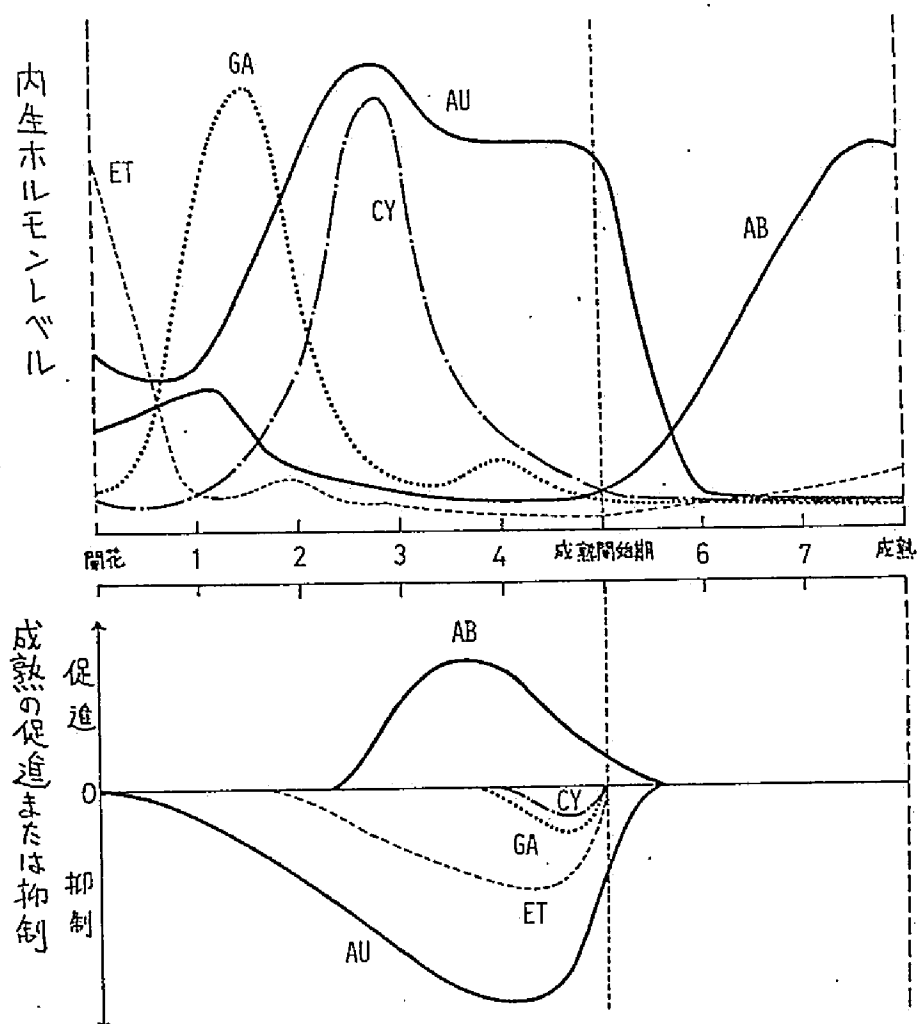
近年、内生の生長抑制物質、とくに ABA の生理作用についての研究が盛んになり、植物組織の老化または休眠と ABA との関係が明らかになってきている (Milbourn, 1974)。一方、果実の成熟は植物生理学的には老化現象であるとする考えが多く、成熟と ABA の間には密接な関係があるとされている (Sacher, 1973)。

そこで、デラウエアブドウ果実の発育に伴う内生 ABA 含量の消長について調べたところ、無核および有核果実ともに、ABA 含量は成熟開始期を境にして急増することが

認められ、しかもこの傾向は24-D処理により成熟を遅延させた果実においても、まったく同様であった。すなわち、無核および有核果実ならびに24-D処理果実中のIAAおよび24-D含量とABA含量とは成熟開始期を境にして、まったく対称的な消長を示すことが明らかとなった。このことは、デラウェアブドウ果実の成熟に対してABAは促進的に作用する可能性を示唆しているものと考え、実際にABA処理を行なったところ、無核デラウェア果実では、ABAは明らかに成熟を促進することが認められたが、有核デラウェア果実では、ABAによる成熟促進効果はまったくみられなかった。

Sacher (1973) は、果実の成熟はオーキシニン(ジベレリンまたはサイトカイニン)レベルが低下し、ABA含量が増加することにより誘起される可能性を示唆している。本実験の結果では、無核デラウェア果実については、この考えと一致していると思われるが、有核デラウェア果実では異なってい

た。その理由は、有核デラウエア果実では IAA 含量の減少が無核デラウエア果実ほどには急激ではなく、そのために処理した ABA の効果が打ち消されることや、あるいは有核デラウエア果実の果梗や果軸が無核デラウエア果実に比べると、細くかつ短いために ABA の果実への吸収があることなどが考えられる。しかしながら、Hale と Coombe (1974) は有核ブドウである Shiraz と Donadillo を用いて、ABA 処理が果実の成熟を促進することを報告している。さらに、Donadillo 果実の内生 ABA 含量の消長 (Coombe ら, 1973) は、無核および有核デラウエア果実のそれとまったく同じであることを考えると、有核デラウエア果実でも、ABA の成熟に対する作用性は無核デラウエア果実と基本的には同じであると考えられる。しかし、これらの相違点を明らかにするためには、より多くのブドウについて、果実の成熟と植物ホルモンの関係について、さらに検討する必要がありうと思われる。



第48図 無核デラウエア果実の成熟と植物ホルモンの関係
 (上: 内生ホルモンの消長, 下: 外生ホルモンに対する反応,
 AB: ABA, AU: オーキシシン, GA: ジベレリン, CY: サイトカイニン,
 ET: エチレン, 数字は開花後の日数(週)を示す。)

以上のことを総合して, デラウエアブドウの成熟と植物ホルモンとの関係を, 無核果実について図示すると, 第48図のように

なると思われる。すなわち、無核デラウエア果実では、ジベレリンならびにサイトカイニン、さらに果実の成熟ホルモンとされているエチレンでさえも、成熟に対してはほとんど関与しておらず、オーキシニンとABAにより成熟が調節されており、オーキシニン含量が低下し、ABA含量が増加することにより成熟が誘起される可能性が強いように思われた。また、これらのホルモンを外生的に処理した結果では、オーキシニンは顕著に成熟を抑制し、ABAは明らかに成熟を促進することが認められた。

しかしながら、有核デラウエア果実については、なお検討を要するよう思われた。

総 摘 要

本研究は、デラウェアブドウ果実の成熟を、植物ホルモンとの関係において明らかにしようとしたものである。

1) 果実の発育はダブルシグモイド曲線を示し、成熟開始期を境として、果実中の糖含量が急増し、有機酸含量が急減する特徴が認められ、そのなかでもとくにフラクトースとリンゴ酸の消長が果実の成熟の進行ときわめてよく一致していた。

2) 果実からのエチレン発生量は、成熟期になってもほとんど増加せず、また CEPA 処理も成熟を促進することはなかった。

3) オーキシニン処理は、果実の成熟を顕著に抑制したが、ジベレリンおよびサイトカイニン処理による成熟抑制効果はきわめて弱かった。

4) 内生ジベレリン含量は、果実発育の初期において高かったが、成熟との関連性はほとんどみられなかった。

- 5) 内生サイトカイニン含量は、果実発育の初期において高かったが、成熟との関連性はほとんどみられなかった。
- 6) 内生 IAA 含量は、果実発育の初期に高く、無核果実では成熟開始期を境として急減したが、有核果実では成熟期まで漸減する傾向を示した。
- 7) オーキシン処理果実の成熟開始期と、処理オーキシンの果実中での消失時期とは完全に一致していた。
- 8) 無核および有核果実の内生 ABA 含量は、成熟開始期を境として急増し、この傾向はオーキシン処理により成熟を遅延させた果実でも、まったく同様に認められた。
- 9) ABA 処理は、無核果実では明らかに成熟を促進したが、有核果実ではまったく効果かなかった。
- 10) 以上のことから、デラウエアアブドウ果実の成熟を植物ホルモンとの関係においてみると、ジベレリンやサイトカイニンさらにエチレンでさえもほとんど関係がなく、

無核果実ではオーキシシンと ABA により成熟が調節されていると推察されたが、有核果実については、なお検討を要するものと思われた。

引 用 文 献

- 1) Abeles, F. B. 1972. Biosynthesis and mechanism of action of ethylene. *Ann. Rev. Plant Physiol.* 23:259-292.
- 2) Abeles, F. B. 1973. Ethylene in plant biology. Academic Press.
- 3) Addicott, F. T. and J. L. Lyon 1969. Physiology of abscisic acid and related substances. *Ann. Rev. Plant Physiol.* 20:139-164.
- 4) Andreae, W. A. 1967. Uptake and metabolism of indoleacetic acid, naphthaleneacetic acid, and 2,4-dichlorophenoxyacetic acid by pea root segments in relation to growth inhibition during and after auxin application. *Canadian J. Bot.* 45: 737-753.
- 5) Biale, J. B. and R. E. Young 1962. The biochemistry of fruit maturation. *Endeavour* 21:164-174.
- 6) Brook, J. L., R. H. Biggs, P. A. St. John, and D. S. Anthony 1967. Gas chromatography of several indole derivatives. *Anal. Biochem.* 18:453-458.
- 7) Brunell, R. L., R. L. Schoeneman, and G. E. Martin 1967. Quantitative determination of fixed acids in wines by gas-liquid chromatographic separation of trimethylsilylated derivatives. *J. AOAC* 50:329-333.
- 8) Burg, S. P. 1962. The physiology of ethylene formation. *Ann. Rev. Plant Physiol.* 13:265-302.
- 9) Byers, R. E. and F. H. Emerson 1969. Effects of succinamic acids 2,2-dimethyl hydrazide (Alar) on peach fruit maturation and tree growth. *J. Amer. Soc. Hort. Sci.* 94:641-645.
- 10) Carter, G. H. 1968. Pectic substances in Concord grapes with relation to maturation in 1963. *Proc. Amer. Soc. Hort. Sci.* 92:319-322.
- 11) Chaplin, M. H. and A. L. Kenworthy 1970. The influence of succinamic acid 2,2-dimethyl hydrazide on fruit ripening of the "Windsor" sweet cherry. *J. Amer. Soc. Hort. Sci.* 95:532-536.
- 12) Coggins, C. W., Jr. and L. N. Lewis 1965. Some physical properties of the navel orange rind as related to ripening and gibberellic acid treatments. *Proc. Amer. Soc. Hort. Sci.* 86:272-279.
- 13) Collins, W. B., K. H. Irving, and W. G. Barker 1966. Growth substances in flower bud and developing fruit of *Vaccinium angustifolium* Ait. *Proc. Amer. Soc. Hort. Sci.* 89:243-247.

- 14) Coombe, B. G. 1960. Relationship of growth and development to changes in sugars, auxins and gibberellins in fruit of seeded and seedless varieties of *Vitis vinifera*. *Plant Physiol.* 35:241-250.
- 15) Coombe, B. G., D. Cohen, and L. G. Paleg 1967. Barley endosperm bioassay for gibberellins. I. Parameters of the response system. *Plant Physiol.* 42:105-112.
- 16) Coombe, B. G. and C. H. Hale 1973. The hormone content of ripening grape berries and the effects of growth substance treatments. *Plant Physiol.* 51:629-634.
- 17) Cooper, W. C. and W. H. Henry 1968. Effect of growth regulators on the coloring and abscission of citrus fruit. *Isr. J. Agric. Res.* 18:161-174.
- 18) Crane, J. C. 1949. Controlled growth of fig fruits by synthetic hormone applications. *Proc. Amer. Soc. Hort. Sci.* 54:102-108.
- 19) Crane, J. C. 1955. Preharvest drop, size and maturity of apricots as affected by 2,4,5-trichlorophenoxyacetic acid. *Proc. Amer. Soc. Hort. Sci.* 65:75-84.
- 20) Crane, J. C. 1964. Growth substances in fruit setting and development. *Ann. Rev. Plant Physiol.* 15:303-326.
- 21) Crane, J. C. 1969. The role of hormones in fruit set and development. *Hortsci.* 4:108-111.
- 22) Davis, L. A. and F. T. Addicott 1972. Absciscic acid: Correlation with abscission and with development in the cotton fruit. *Plant Physiol.* 49:644-648.
- 23) Diaz, D. H. and G. C. Martin 1972. Peach seed dormancy in relation to endogenous inhibitors and applied growth substances. *J. Amer. Soc. Hort. Sci.* 97:651-654.
- 24) Dilley, D. R. 1969. Hormonal control of fruit ripening. *Hortsci.* 4:111-114.
- 25) Dostal, H. C. and A. C. Leopold 1967. Gibberellin delays ripening of tomatoes. *Science* 158:1579-1580.
- 26) Düring, H. 1973. Abscisisäure in *Vitis vinifera*-Früchten während der Reife. *Naturwissenschaften* 60:301-302.
- 27) Forshey, C. G. 1970. The use of Alar on vigorous "McIntosh" apple trees. *J. Amer. Soc. Hort. Sci.* 95:64-67.
- 28) Frenkel, C. and R. Dyck 1973. Auxin inhibition of ripening in Bartlett pears. *Plant Physiol.* 51:6-9.
- 29) Frenkel, C. and N. F. Haard 1973. Initiation of ripening in Bartlett pears with an antiauxin (p-chlorophenoxy)isobutyric acid. *Plant Physiol.* 52:380-384.
- 30) Gazit, S. and A. Blumenfeld 1970. Cytokinin and inhibitor activities in the avocado fruit mesocarp. *Plant Physiol.* 46:334-336.

- 31) Goldschmidt, E. E., R. Goren, Z. Even-Chen, and S. Bittner 1973. Increase in free and bound abscisic acid during natural and ethylene-induced senescence of citrus fruit peel. *Plant Physiol.* 51:879-882.
- 32) Goodban, A. E. and J. B. Stark 1957. Rapid method for determination of malic acid. *Anal. Chem.* 29:283-287.
- 33) Gustafson, F. G. 1961. Development of fruits. *Handbuch d. Pflanzenphysiologie* 14:951-958.
- 34) Hale, C. R. 1968. Growth and senescence of the grape berry. *Aust. J. Agr. Res.* 19:939-945.
- 35) Hale, C. R., B. G. Coombe, and J. S. Hawker 1970. Effects of ethylene and 2-chloroethylphosphonic acid on the ripening of grapes. *Plant Physiol.* 45: 620-623.
- 36) Hale, C. R. and B. G. Coombe 1974. Absciscic acid: An effect on the ripening of grapes. *Royal Soc. N. Z. Bull.* 12:831-836.
- 37) Hansen, E. 1966. Post harvest physiology of fruits. *Ann. Rev. Plant Physiol.* 17:459-480.
- 38) Hawker, J. S. 1969a. Changes in the activities of enzymes concerned with sugar metabolism during the development of grape berries. *Phytochem.* 8:9-17.
- 39) Hawker, J. S. 1969b. Changes in the activities of malic enzymes, malate dehydrogenase, phosphopyruvate carboxylase and pyruvate decarboxylase during the development of a non-climacteric fruit (the grape). *Phytochem.* 8:19-23.
- 40) Helbert, J. R. and K. D. Brown 1955. Factors influencing quantitative determination of methylpentoses and ketohexoses with anthrone. *Anal. Chem.* 27:1791-1796.
- 41) Hopkins, E. F. and J. H. Gourley 1930. Nitrogen fertilization and the pectic materials in grapes. *Proc. Amer. Soc. Hort. Sci.* 27:164-169.
- 42) Hulme, A. C. 1971. The biochemistry of fruit and their products. vol. 2. Academic Press.
- 43) Ishida, M., A. Inaba, and Y. Sobajima 1971. Seasonal changes in the concentration of sugars and organic acid in peach fruits. *Sci. Rep. Kyoto Pref. Univ., Agr.* 23: 18-23.
- 44) Ito, H., Y. Motomura, Y. Konno, and T. Hatayama 1969. Exogenous gibberellin as responsible for the seedless berry development of grapes. I. Physiological studies on the development of seedless Delaware grapes. *Tohoku J. Agric. Res.* 20:1-18.
- 45) Iwahori, S., R. J. Weaver, and R. M. Pool 1968. Gibberellin-like activity in berries of seeded and seedless Tokay grapes. *Plant Physiol.* 43:333-337.
- 46) 岩堀修一 1969. エチレンの植物に対する作用と園芸作物への利用. *植物の化学と園芸* 4(1):40-51.

- 47) 岩崎 一男 1972. 土壤通気がブドウの樹体生長ならびに果実發育に及ぼす影響. 愛媛大・農学部紀要 16:1-62.
- 48) 岩崎桂三, 萩本 宏, 上門敏世, 三宅英雄 1969. TH-656, NAA および TH-564 の生物活性: 特にジベレリン誘起したデラウエアの無核果実に対する成熟促進作用の比較. 園学雑誌. 38:207-213.
- 49) Joslyn, M. A. and J. L. Goldstein 1962. The chemistry of protopectin: A critical review of historical data and recent developments. Adv. Food Res. 11:1-107.
- 50) Khalifah, R. A. and L. N. Lewis 1966. Cytokinins in citrus: isolation of a cell-division factor from lemon seeds. Nature 212:1472-1473.
- 51) Kliewer, W. M. 1965a. Changes in the concentration of malates, tartarates, and total free acids in flowers and berries of Vitis vinifera. Am. J. Enol. Vit. 16:92-100.
- 52) Kliewer, W. M. 1965b. Seasonal changes in the concentration of glucose, fructose, and total soluble solids in Vitis vinifera. Am. J. Enol. Vit. 16:101-110.
- 53) Kliewer, W. M. 1965c. The sugars of grapevines. II. Identification and seasonal changes in the concentration of several trace sugars in Vitis vinifera. Am. J. Enol. Vit. 16:168-178.
- 54) Kliewer, W. M. 1966a. Sugars and organic acids of Vitis vinifera. Plant Physiol. 41:923-931.
- 55) Kliewer, W. M. 1966b. Changes in concentration of organic acids, sugars, and amino acids in Vitis vinifera. Am. J. Enol. Vit. 17:48-57.
- 56) Kliewer, W. M., L. Howarth, and M. Omori 1967. Concentrations of tartaric acids and malic acids and their salts in Vitis vinifera grapes. Am. J. Enol. Vit. 18:42-54.
- 57) 小林章, 細井寅三, 尹宇英, 水谷 肇作 1960. 燐酸および加里の施用の時期と濃度がブドウ果実の収量・品質に及ぼす影響. 園学雑誌. 29:85-95.
- 58) 小林章, 行永孝二郎, 板野徹 1965. ブドウの温度条件に関する研究(第3報) 成熟期の夜温が Delaware の熟期と品質に及ぼす影響. 園学雑誌. 34:26-32.
- 59) 小林章 1970. ブドウ園芸. 養賢堂.
- 60) Koshimizu, K., M. Inui, H. Fukui, and T. Mitsui 1968. Isolation of (+)-abscisyl- β -D-glucopyranoside from immature fruit of Lupinus luteus. Agr. Biol. Chem. 32:789-791.
- 61) Lamkin, W. M. and C. W. Gehrke 1965. Quantitative gas chromatography of amino acids. Preparation of n-butyl N-trifluoroacetyl esters. Anal. Chem. 37:383-389.
- 62) Lavee, S. 1960. Effect of gibberellic acid on seeded grapes. Nature 185:395.
- 63) Lavee, S. 1963. Natural kinin in peach fruitlets. Science 142:583-584.

- 64) Lenton, J. R., V. M. Perry, and P. E. Saunders 1971. The identification and quantitative analysis of abscisic acid in plant extracts by gas-liquid chromatography. *Planta* 96: 271-280.
- 65) Leopold, A. C. 1962. The role of growth substances in flowers and fruits. *Canadian J. Bot.* 40:745-755.
- 66) Leopold, A. C. 1964. *Plant growth and development*. McGraw-Hill.
- 67) Letham, D. S. 1963. Regulators of cell division in plant tissue. I. Inhibitors and stimulans of cell division in developing fruits: Their properties and activity in relation to the cell division period. *N. Z. J. Bot.* 1:336-350.
- 68) Lewis, L. N. and C. W. Coggins, Jr. 1964. The inhibition of carotenoid accumulation in navel oranges by gibberellin A₃, as measured by thin layer chromatography. *Plant Cell Physiol.* 5:457-463.
- 69) Lewis, L. N., C. W. Coggins, Jr., C. K. Labanauskas, and W. M. Dugger, Jr. 1967. Biochemical changes associated with natural and gibberellin A₃ delayed senescence in the navel orange rind. *Plant Cell Physiol.* 8:151-160.
- 70) Linsmaier, E. M. and F. Skoog 1965. Organic growth factor requirments of tobacco tissue cultures. *Plant Physiol.* 18: 100-127.
- 71) Looney, N. E. 1968. Inhibition of apple ripening by succinic acid 2,2-dimethyl hydrazide and its reversal by ethylene. *Plant Physiol.* 43:1133-1137.
- 72) Luckwill, L. C. 1957. Hormonal aspects of fruit development in higher plants. *Symp. Soc. Exptl. Biol.* 11:63-85.
- 73) Mattick, L. R., A. C. Rice, and J. C. Moyer 1970. Determination of the fixed acids in musts and wines by gas chromatography. *Am. J. Enol. Vit.* 21:179-183.
- 74) Maxie, E. C., I. L. Eaks, N. F. Sommer, H. L. Rae, and S. El-Batal 1965. Effect of gamma radiation on rate of ethylene and carbon dioxide evolution by lemon fruit. *Plant Physiol.* 40:407-409.
- 75) Maxie, E. C. and J. C. Crane 1967. 2,4,5-trichloro-phenoxyacetic acid: Effect on ethylene production by fruits and leaves of fig tree. *Science* 155:1548-1550.
- 76) McComb, E. A. and R. M. McCready 1952. Colorimetric determination of pectic substances. *Anal. Chem.* 24:1630-1632.
- 77) McCready, R. M. and E. A. McComb 1952. Extraction and determination of total pectic materials in fruits. *Anal. Chem.* 24:1986-1988.
- 78) McGlasson, W. B. 1970. The ethylne factor. In: A. C. Hulme, ed., *The biochemistry of fruits and their products*. vol. 1. Academic Press. pp. 475-519.

- 79) Milborrow, B. V. 1970. The metabolism of abscisic acid. *J. expt. Bot.* 21:17-29.
- 80) Milborrow, B. V. 1974. The chemistry and physiology of abscisic acid. *Ann. Rev. Plant Physiol.* 25:259-307.
- 81) 内藤 隆次 1966. アドナ果実の着色に関する研究. とくに光度との関係について. 学位論文.
- 82) Naito, R., H. Inoue, and M. J. Bukovac 1972. Endogenous plant growth substances in developing fruit of *Prunus cerasus* L. I. Levels of extractable gibberellin-like substances in the seed. *J. Amer. Soc. Hort. Sci.* 97:748-753.
- 83) Nitsch, J. P. 1952. Plant hormones in the development of fruits. *Q. Rev. Biol.* 27: 33-57.
- 84) Nitsch, J. P. 1953. The physiology of fruit growth. *Ann. Rev. Plant Physiol.* 4:199-236.
- 85) Nitsch, J. P., C. Pratt, C. Nitsch, and N. J. Shaulis 1960. Natural growth substances in Concord and Concord Seedless grapes in relation to berry development. *Amer. J. Bot.* 47:566-576.
- 86) Nitsch, J. P. 1965. Physiology of flower and fruit development. *Handbuch d. Pflanzenphysiologie* 15/1:1537-1647.
- 87) Nitsch, J. P. 1970. Hormonal factors in growth and development. In: A. C. Hulme, ed., *The biochemistry of fruits and their products*. vol. 1. Academic Press. pp.427-472.
- 88) Peynaud, E. and P. Ribéreau-Gayon 1971. The grape. In: A. C. Hulme, ed., *The biochemistry of fruit and their products*. vol. 2. Academic Press. pp.171-205.
- 89) Powell, L. E. 1960. Separation of plant growth regulating substances on silica gel columns. *Plant Physiol.* 35:256-261.
- 90) Powell, L. E. 1964. Kinins in the embryo and endosperm of *Prunus persica*. *Nature* 204:602-603.
- 91) Powell, L. E. 1964. Preparation of indole extracts from plants for gas chromatography and spectrophotofluorometry. *Plant Physiol.* 39:836-842.
- 92) Pratt, H. K. and J. D. Goeschl 1969. Physiological roles of ethylene in plants. *Ann. Rev. Plant Physiol.* 20:541-584.
- 93) Read, P. E. and D. J. Fieldhouse 1970. Use of growth retardants for increasing tomato yields and adaptation for mechanical harvest. *J. Amer. Soc. Hort. Sci.* 95:73-78.
- 94) Rudnicki, R., J. Pieniazek, and N. Pieniazek 1968a. Abscisin II in strawberry plant at two different stages of growth. *Bull. Acad. Pol. Sci.* 16:127-130.
- 95) Rudnicki, R., J. Machnik, and J. Pieniazek 1968b. Accumulation of abscisic acid during ripening of pears (clapp's Favourite) in various storage conditions. *Bull. Acad. Pol. Sci.* 16:509-512.
- 96) Rudnicki, R. and J. Pieniazek 1970. The changes in concentration of abscisic acid (ABA) in developing and ripe apple fruits. *Bull. Acad. Pol. Sci.* 18:577-580.

- 97) Rudnicki, R. and J. Pieniazek 1971. Free and bound abscisic acid in developing and ripe strawberries. Bull. Acad. Pol. Sci. 19:421-423.
- 98) Sacher, J. A. 1973. Senescence and postharvest physiology. Ann. Rev. Plant Physiol. 24:197-224.
- 99) Saito, K. and Z. Kasai 1968. Accumulation of tartaric acid in the ripening process of grapes. Plant Cell Physiol. 9: 529-537.
- 100) Sanavini, S., J. Martin, and K. Ryugo 1970. The effect of succinic acid 2,2- dimethyl hydrazide on the uniform maturity of peaches and nectarines. J. Amer. Soc. Hort. Sci. 95:709-711.
- 101) 佐藤公一 1946. 葡萄の葉数と結果との関係. 農友図. 21: 295-296.
- 102) Schlenk, H. and J. L. Gellerman 1960. Esterification of fatty acids with diazomethane on a small scale. Anal. Chem. 32:1412-1414.
- 103) Seeley, S. D. and L.E. Powell 1970. Electron capture-gas chromatography for sensitive assay of abscisic acid. Anal. Biochem. 35:530-533.
- 104) Skene, K. S. M. 1970. The relationship between the effects of CCC on root growth and cytokinin levels on the bleeding sap of *Vitis vinifera* L. J. expt. Bot. 21:418-431.
- 105) Skoog, F. and D. J. Armstrong 1970. Cytokinins. Ann. Rev. Plant Physiol. 21:359-384.
- 106) Slife, F.W., J.L. Key, S. Yamaguchi, and A.S. Crafts 1962. Penetration, translocation, and metabolism of 2,4,5-T in wild and cultivated cucumber plants. Weeds 10:29-35.
- 107) Smock, R. M., D. Martin, and C. A. S. Padfield 1962. Effect of N⁶-benzyladenine on the respiration and keeping quality of apples. Proc. Amer. Soc. Hort. Sci. 81:51-56.
- 108) Smock, R. M. 1972. Influence of detachment from tree on the respiration of apples. J. Amer. Soc. Hort. Sci. 97: 509-511.
- 109) 傍島善次, 石田雅之, 稲葉昭次, 堀田尚男 1974. カキ果実の発育に関する研究 (第1報) 果実中のリボカニン様物質の活性について. 園学雑誌. 43: 224-228.
- 110) Steward, F. C. and N. W. Simmonds 1954. Growth-promoting substances in the ovary and immature fruit of the banana. Nature 173:1083.
- 111) Thiman, K. V. 1972. The natural plant hormones. F. C. Steward, ed., Plant Physiology 6B. Academic Press.
- 112) 苫名孝. 1970 果実の生理. 養賢堂.
- 113) Ulrich, R. 1970. Organic acids. In: A. C. Hulme, ed., The biochemistry of fruit and their products. vol. 1. Academic Press. pp.89-118.
- 114) Van Oberbeek, J. 1962. Endogenous regulators of fruit growth. Proc. Plant Sci. Symp., Camden, 1962. pp.37-58.

- 115) Varga, A. and J. Bruinsma 1974. The growth and ripening of tomato fruits at different levels of endogenous cytokinins. *J. hort. Sci.* 49:135-142.
- 116) Vendrell, M. 1970a. Acceleration and delay of ripening in banana fruit tissue by gibberellic acid. *Aust. J. biol. Sci.* 23:553-559.
- 117) Vendrell, M. 1970b. Relationship between internal distribution of exogenous auxins and accelerated ripening of banana fruit. *Aust. J. biol. Sci.* 23:1133-1142.
- 118) Wade, N. L. and C. J. Brady 1971. Effects of kinetin on respiration, ethylene production, and ripening of banana fruit slices. *Aust. J. biol. Sci.* 24:165-167.
- 119) Wang, C. Y., S. V. Wang, and W. M. Mellenthin 1972. Identification of abscisic acid in Bartlett pears and its relationship to premature ripening. *J. Agr. Food Chem.* 20: 451-453.
- 120) Weaver, R. J. 1955. Use of benzothiazole-2-oxyacetic acid to delay maturity of grapes. *Bot. Gaz.* 116:266-273.
- 121) Weaver, R. J. and S. B. McCune 1957. Response of Thompson seedless grapes to 4-chlorophenoxyacetic acid and benzothiazole-2-oxyacetic acid. *Hilgardia* 27:189-200.
- 122) Weaver, R. J. 1962. The effect of benzothiazole-2-oxyacetic acid on maturation of seeded varieties of grapes. *Am. J. Enol. Vit.* 13:141-149.
- 123) Weaver, R. J. 1972. Plant growth substances in agriculture. Freeman.
- 124) Whiting, G. C. 1970. Sugars. In: A. C. Hulme, ed., *The biochemistry of fruit and their products*. vol. 1. Academic Press. pp.1-32.
- 125) Young, R. E., H. K. Pratt, and J. B. Biale 1952. Manometric determination of low concentration of ethylene. *Anal. Chem.* 24:551-555.
- 126) Young, S. F. 1969. Ethylene evolution from 2-chloroethylphosphonic acid. *Plant Physiol.* 44:1202-1204.